
MBL/WHOI
0 0301 0063794 8

HANDBUCH DER VERGLEICHENDEN PHYSIOLOGIE

BEARBEITET VON

E. BABÁK (PRAG), S. BAGLIONI (SASSARI), W. BIEDERMANN (JENA), R. DU BOIS-REYMOND (BERLIN), F. BOTTAZZI (NEAPEL), E. V. BRÜCKE (LEIPZIG), R. BURIAN (NEAPEL), R. EHRENBERG (GÖTTINGEN), L. FREDERICQ (LÜTTICH), R. F. FUCHS (BRESLAU), S. GARTEN (GIESSEN), E. GODLEWSKI (KRAKAU), C. V. HESS (MÜNCHEN), J. LOEB (NEW-YORK), E. MANGOLD (FREIBURG), A. NOLL (JENA), H. PRZIBRAM (WIEN), J. STROHL (ZÜRICH-NEAPEL), R. TIGERSTEDT (HELSINGFORS), E. WEINLAND (ERLANGEN), O. WEISS (KÖNIGSBERG), H. WINTERSTEIN (ROSTOCK)

HERAUSGEGEBEN VON

HANS WINTERSTEIN
IN ROSTOCK

DRITTER BAND

PHYSIOLOGIE DES ENERGIEWECHSELS
PHYSIOLOGIE DES FORMWECHSELS

ERSTE HÄLFTE

II. TEIL

MIT 134 ABBILDUNGEN UND 2 TAFELN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

Inhalt des III. Bandes, I. Hälfte.

Zweiter Teil.

Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere.

Von **R. F. Fuchs**, Breslau.

Einleitung.

Der Farbenwechsel der Tiere hat seit den ältesten Zeiten die Aufmerksamkeit der Naturforscher und Laien in hohem Grade auf sich gelenkt und je nach dem besonderen Stande der Naturwissenschaften seine Erklärung gefunden. Bald waren es ästhetische Gesichtspunkte, bald biologische, welche zur Erklärung der bunten Farbenpracht der Tierwelt herangezogen wurden. Schon ARISTOTELES (1) war der Farbenwechsel der Tintenfische bekannt, von ihm ist vielleicht zum ersten Male der Gedanke der Schutzfärbung in klarer Weise formuliert worden, denn ARISTOTELES erwähnt, daß der Polyp seine Farbe je nach den Steinen ändert, zwischen denen er sich bewegt, um seinen Verfolgern zu entgehen; außerdem legt ARISTOTELES auch psychischen Einflüssen, wie Angst, Zorn, einen großen Einfluß auf die Färbung bei.

Durch DARWINS Lehre vom Kampfe ums Dasein wurde die Körperfärbung der Tiere ein wesentlicher Faktor für die Erklärung der Erhaltung der Tierwelt. Man fing an, die ganzen Probleme der Tierfärbung nur von dem ganz einseitigen Standpunkte der Farbenanpassung, bezw. Schutzfärbung aus zu betrachten, und glaubte damit das Um und Auf dieser Fragen, die letzten Probleme der Tierfärbung gelöst zu haben. Und doch liegt in dieser Auffassung ein bedenklicher Fehler, worauf ich bereits mehrfach hingewiesen habe (FUCHS, 4, 5, 7). Die DARWINsche Lehre versucht, mit Hilfe der Tierfärbungen eine Reihe biologischer Erscheinungen zu erklären, ohne aber selbst über den Mechanismus der Färbung, über die Ursachen ihres Zustandekommens etwas auszusagen. Sie nimmt die Tierfärbung vielmehr als einen gegebenen Faktor hin, mit dem sie weiter operiert und ihn zu wertenden Urteilen verwendet. Damit hat aber diese Lehre, so paradox es klingen mag, den Boden der rein naturwissenschaftlichen Betrachtungsweise verlassen, da die Naturwissenschaft jenseits von Gut und Böse steht, oder wie der bekannte Philosoph RICKERT sagt, die Naturwissenschaft ist die „wertfreie Betrachtung“ der Dinge. Wenn aber die Selektionstheorie wertende Betrachtungen an die Dinge anlegt, indem sie ihnen nützliche und schädliche Eigenschaften zuerkennt, dann hat sie sich

der historischen Betrachtungsweise zugewandt und ist damit Naturgeschichte geworden. Diese selbst kann aber niemals eine Aufklärung über das Zustandekommen einer Naturerscheinung, in unserem Falle über den Mechanismus der Tierfärbung Aufschluß geben.

Trotz des Siegeszuges der Selektionstheorie hat es immer einzelne Forscher gegeben, die sich dessen bewußt blieben, daß diese Lehre keine Erklärung im streng naturwissenschaftlichen Sinne für den Mechanismus, für das Naturgeschehen selbst bieten kann; in erster Linie ist hier Semper (13) zu nennen, der in seinem ausgezeichneten Buche „Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere" gerade auch für das Zustandekommen der Tierfärbung die Mängel der selektionistischen Betrachtungsweise mehrfach betont, wie aus folgenden Stellen hervorgeht:

„Es fragt sich, ob nicht manche Farbenverteilungen, denen wir jetzt einen bedeutenden Wert für die Auswahl unter den Formen zuzuschreiben geneigt sind, von uns in dieser Beziehung gar sehr überschätzt werden . . . .

Nicht nur die Farben, das heißt die Pigmente, sondern auch deren Verteilung, also die Zeichnung, können unter Umständen durch Ursachen hervorgerufen werden, welche verschieden sind von denen, auf deren Wirken die Zuchtwahl zu beruhen scheint. Die Zuchtwahl kann unter keinen Umständen das Pigment, den eigentlichen Farbstoff selbst erzeugen. Die Entstehung des Pigmentes muß abhängen von physiologischen Prozessen im Körper jedes Individuums, welche für das gesunde Leben dieses einzelnen Tieres von hoher Bedeutung zu sein scheinen. Die bestimmte Art ihrer Verteilung auf der Haut wird zunächst ganz allgemein durch innere im Tier selbst tätige Ursachen bewirkt werden müssen. Sie kann dabei von Anfang an eine regelmäßige oder ganz ungeordnete sein, und diese wird davon abhängen, ob die inneren physiologischen Ursachen die Ablagerung der Farbstoffe in die Haut in gewisse Bahnen leiten oder nicht. Sind die Bahnen sehr scharf bestimmt, so wird natürlich auch die Farbenverteilung eine sehr regelmäßige sein müssen, und viele ungemein charakteristische Zeichnungen bei den Actinien, Steinkorallen, Schnecken- und Muschelschalen dürften auf solche Weise entstanden sein. Andererseits kann aber auch die Zuchtwahl diese Farben und Zeichnungen vervollkommnen."

Es sind somit für eine unser Kausalbedürfnis befriedigende Erklärung der Probleme der Tierfärbung die physiologischen Grundlagen zu erforschen, denn ohne diese wird sie immer eitel Stückwerk bleiben. Wie groß und wie lohnend diese Aufgabe ist hat, einer der besten Kenner der Tierfärbung, Franz Leydig (10), klar ausgesprochen:

„Es wäre eine verdienstvolle und dankenswerte Arbeit, wenn ein in Histologie, Physik und Chemie durchgebildeter Beobachter die in der Tierwelt auftretenden Färbungen einer genaueren vergleichenden Prüfung unterziehen wollte. Und auch jetzt kann ich den Wunsch nicht unterdrücken, daß ein Naturforscher von solchen umfassenden Kenntnissen sich finden möge, um das „wunderbare Kapitel" der Farben der Tiere in die Hand nehmen zu können. Ich selber bin mir wohl bewußt, daß ich nur vom einseitig morphologischen Standpunkt aus einige der Fragen berühren könnte."

Wer anders als der Physiologe wäre geeigneter, den Forderungen Leydigs am ehesten zu entsprechen, obgleich natürlich heute bei dem enormen Umfange der einschlägigen Gebiete ein solcher Polyhistor, wie ihn Leydig fordert, wohl schwer zu finden sein dürfte. Aber soviel steht zweifellos fest, daß das Problem der Tierfärbung ein wesentliches Kapitel der physiologischen Forschung ist, dem leider von seiten der Fachphysiologen viel zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt wird, so daß der größte Teil der ganzen Arbeit den Morphologen (Zoologen und Anatomen) überlassen worden ist.

Die Färbung der Tiere kommt durch verschiedene Anordnung der Farbstoffe in den Bestandteilen des tierischen Organismus zustande. Die einfachsten Verhältnisse sind die, wo noch keine eigenartigen morphologischen Elemente mit besonderen chromatischen Funktionen zur Ausbildung gelangt sind, sondern der Farbstoff diffus in den verschiedensten Zellen des Organismus sich vorfindet. Dabei handelt es sich zunächst um gleichmäßig im Zellprotoplasma gelöste Farbstoffe. Diese Art von Färbung tierischer Gewebe ist die allgemeinst verbreitete, sie kommt bereits bei den Protozoen vor und erstreckt sich bis zu den höchststehenden Tieren, den Menschen (z. B. Muskelfarbstoffe etc.). Eine weitere Differenzierung stellt jene Art der Färbung dar, bei welcher der Farbstoff nicht mehr diffus gelöst die Zellen erfüllt, sondern in Form kleinster Körnchen vorhanden ist, ohne daß die Farbstoffpartikelchen an bestimmte Zellen des Organismus gebunden wären. Auch dieses Verhalten der Farbstoffe findet sich durch die ganze Tierreihe hindurch verbreitet. Endlich tritt eine schärfere morphologische Differenzierung dahin gehend ein, daß der Farbstoff sich in besonderen Zellen des Organismus ablagert, den Chromophoren oder Chromatophoren, welche eine mehr oder weniger bestimmte Anordnung in den einzelnen Gewebs- und Organsystemen des Tierkörpers aufweisen. Die Chromatophoren finden sich dann zumeist in dem Integument der Tiere abgelagert, obzwar auch innere Organe, wie z. B. der Verdauungstraktus, sowie das zentrale Nervensystem nicht selten reichliche Mengen von Pigmentzellen enthalten. Ja es scheint sogar zwischen dem Nervensystem, insbesondere zwischen den Sinnesorganen und den Chromatophoren eine innige physiologische Beziehung zu bestehen, die sich in ihrer vollkommensten Bedeutung beim Auge ausspricht. Aber auch bei niederen Tieren, wo man von der Ausbildung eines gesonderten Organs für die Lichtperzeption noch nicht sprechen kann, finden sich nicht selten Pigmentzellen in der Gegend der Nervenendigungen des Integuments. Da, wo sich besondere Anhäufungen solcher Chromatophoren um Nervenendorgane ausgebildet haben, spricht man von Ocellen, welche man als primitivste Perzeptionsorgane für Licht anzusehen pflegt. Es scheint mir aber durchaus unwahrscheinlich, daß diese Organe nur der Perzeption jener strahlenden Energie dienen sollen, die wir als Licht bezeichnen, sondern es ist vielmehr auch anzunehmen, daß sie als Sensibilisatoren für die Energieform dienen, welche sonst vom Körper nicht entsprechend wahrgenommen und ausgenützt würde, nämlich die Wärme. Wir werden in einem späteren Kapitel auf diese physiologische Bedeutung der tierischen Pigmente des näheren einzugehen haben, so daß hier dieser kurze Hinweis genügen mag (Fuchs, 7).

Sobald es zur Differenzierung eigener Pigmentzellen im engeren Sinne, der Chromatophoren, gekommen ist, lassen sich zwei scharf getrennte Typen dieser Zellen unterscheiden. Die einen stellen in ihrem Aussehen veränderliche Zellen dar, bei denen die Bewegungen des farbigen Inhaltes offenbar durch Protoplasmabewegungen, -strömungen im Innern der Zelle erfolgen. Ob dabei die von manchen Autoren angenommene Aussendung verzweigter Fortsätze nach Art der Pseudopodien von Amöben vorhanden ist oder nicht, ob sich das Pigment in festen präformierten Bahnen bewegt, ist für die grundsätzliche biologische Beurteilung dieser Pigmentverschiebungen zunächst von untergeordneter Bedeutung. Der wesentliche Punkt, auf den es hier allein ankommt, ist der, daß an dieser Klasse von Chromatophoren ein eigens differenzierter, morphologisch wahrnehmbarer Bewegungsapparat nicht nachweisbar ist. Als Beispiel seien die Pigmentzellen der Amphibien, Reptilien und Fische genannt. Pouchet (11) hat diese Gattung von Farbstoffzellen als „Chromoblasten" bezeichnet, um sie von der zweiten Gattung von Pigmentzellen, die einen eigens differenzierten Bewegungsapparat besitzen, den „Chromatophoren", im engeren Sinne des Wortes zu trennen. Diese letzteren Gebilde, welche hauptsächlich bei den Cephalopoden bekannt sind, faßt Pouchet nicht als einheitliche Zellen auf, sondern als Organe und will durch die verschiedene Nomenklatur diesen Unterschied zum Ausdruck bringen. Jedoch erscheint der von Pouchet gewählte Terminus „Chromoblasten" nach unseren gegenwärtigen Anschauungen in der anatomischen und embryologischen Nomenklatur nicht glücklich gewählt zu sein, da wir als „Blasten" Zellen bezeichnen, aus denen sich erst die definitiven Zellen des entwickelten Organismus bilden, die also Vorstufen, Entwicklungsstadien gewisser Zellen vorstellen. Diese Auffassung trifft aber keineswegs für die Chromatophoren zu, obgleich Pouchet von den Chromatophoren der Cephalopoden sagt, daß sie anfangs Chromoblasten seien. Es ist aber zweifellos unrichtig, die embryonale Chromatophore, die noch keinen eigenen Bewegungsapparat in Form von Muskelfasern erkennen läßt, mit einer fertigen Pigmentzelle der Amphibien identifizieren zu wollen. Will man die zwei Typen von Pigmentzellen voneinander durch Termini scheiden, dann wäre es zweckmäßiger, für die erste Art von Farbzellen, bei denen kein gesonderter morphologischer Bewegungsapparat besteht, den von Sangiovanni (12) zuerst gewählten Namen „Chromophoren" zu benützen.

Die chromatische Hautfunktion steht, wie zahlreiche Versuche ergeben haben, unter dem Einfluß des Nervensystems, wenngleich der histologische Nachweis des Zusammenhanges der Nervenfasern und Chromatophoren verhältnismäßig spät erbracht worden ist. Harless (8) glaubte zuerst einen Zusammenhang der Chromatophoren mit darüber hinwegziehenden Nerven gesehen zu haben, und damit war der Weg gegeben, auf dem die Einflüsse des Zentralnervensystems den Chromatophoren zugeleitet werden. Daß das ganze Farbenspiel unter der Herrschaft des Zentralnervensystems steht, hatte man schon frühzeitig richtig vermutet, und seit Aristoteles (1) hat man bis in die neueste Zeit einen willkürlichen Farbenwechsel, z. B. bei Tintenfischen und Chamäleonen, angenommen. Die genauen, besonders experimentellen Untersuchungen über den Einfluß des Zentralnerven-

systems beginnen aber erst mit Versuchen von Klemensiewicz (9) sowie Fredericq (3) an Cephalopoden. Alle auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen haben nicht nur im allgemeinen einen Einfluß des Zentralnervensystems auf den Farbenwechsel ergeben, sondern zur Kenntnis von eigenen koloratorischen nervösen Zentralorganen geführt, von denen aus die Farbenveränderungen gesetzmäßig geregelt werden.

Gerade die Existenz dieser eigens differenzierten koloratorischen Zentralorgane, welche keineswegs nur bei den Tiergattungen vorhanden sind, welche mit Muskeln versehene Chromatophoren besitzen, sondern auch z. B. beim Frosch durch Biedermann (2), Steiner (14) und andere Forscher nachgewiesen wurden, deutet auf die große funktionelle Wichtigkeit des Farbenwechsels hin. Außerdem werden wir dadurch zu der Frage gedrängt: welche funktionellen Momente haben im Laufe der Phylogenese den Anstoß zur Differenzierung eigener koloratorischer Zentralorgane gegeben? Es ist naheliegend, anzunehmen, daß die koloratorischen Zentren sich zuerst bei jenen Tieren durch funktionelle Anpassung und Selbstgestaltung entwickelt haben dürften, bei denen die koloratorischen Funktionen eine wichtige Bedeutung für die Erhaltung des Lebens und vor allem auch eine grössere Mannigfaltigkeit ihrer Form erlangt haben. Denn gerade bei diesen Tieren ergab sich zuerst die Notwendigkeit eigens differenzierter koloratorischer Zentralorgane, um einesteils diese lebenswichtigen, sich ständig wiederholenden Vorgänge in feste Bahnen zu lenken, die einen gesetzmäßig prompten Ablauf der Erscheinungen sichern, sie zum Reflex zu gestalten. Da alle primitiven nervösen Zentralorgane nur Reflexorgane sind, so liegt es nahe, daran zu denken, daß die ständig wiederkehrenden einfachen Erregungsvorgänge in letzter Linie den Anstoß zur Differenzierung eines Zentralnervensystems überhaupt gegeben haben. Für die Ausbildung besonderer koloratorischer Zentren kommt noch der Umstand in Betracht, daß mit der Mannigfaltigkeit der chromatischen Reaktionen sich eine Notwendigkeit eigener Koordinationszentren ergeben mußte, wenn auf die verschiedenen Reize, die dem Tier von der Außenwelt zugehen, verschiedene voneinander deutlich unterscheidbare Reaktionen erfolgen sollen, welche als sogenannte zweckmäßige erscheinen. Solche höhere Leistungen können nur von verhältnismäßig hochdifferenzierten nervösen Organen hervorgebracht werden (Fuchs, 6).

Nach dieser kurzen Schematisierung der chromatischen Funktionen vom physiologischen Gesichtspunkte aus sollen in den folgenden Abschnitten zunächst die wichtigsten Tatsachen über die Physiologie des Farbenwechsels bei den einzelnen Tierklassen behandelt werden. Gleich hier möchte ich, gleichsam zu meiner Entschuldigung, anführen, daß diese Darstellung keinen Anspruch darauf machen kann, alle einschlägigen Arbeiten berücksichtigt zu haben. Sicherlich sind mir viele Einzelbeobachtungen der weitverzweigten zoologischen Literatur entgangen, ganz abgesehen davon, daß mir auch nicht alle einschlägigen Arbeiten im Original zur Verfügung standen. Außerdem würde aber eine auch nur annähernde Vollständigkeit eine Monographie gezeitigt haben, die den Rahmen und den Zweck dieses Handbuches weit überschritte.

Literatur.

Einleitung.

1. **Aristoteles**, *Historia animalium, Lib. IV, cap. 37.*
2. **Biedermann, W.**, *Ueber den Farbenwechsel der Frösche. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Tiere u. d. Menschen (Pflüger), Bd. 51 (1892).*
3. **Fredericq, Léon**. *Recherches sur la physiologie du Poulpe commun (Octopus vulgaris). Arch. de zool. expér. et génér., T. 7 (1878).*
4. **Fuchs, R. F.**, *E. Fischers (Zürich) experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 16 (1903).*
5. — *Zur Physiologie der Pigmentzellen. Biol. Ctbl., Bd. 26 (1906) und Festschrift f. J. Rosenthal, Leipzig 1906.*
6. — *Zur Physiologie der Pigmentzellen, zugleich ein Beitrag zur Funktion des Stellarganglions der Cephalopoden. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen Bd. 30 (1910). (Festschrift f. W. Roux.)*
7. — *Die physiologische Funktion des Chromatophorensystems als Organ der physikalischen Wärmeregulierung der Poikilothermen. Sitz.-ber. d. Phys.-med. Soc. in Erlangen, Bd. 44 (1912).*
8. **Harless, E.**, *Untersuchungen über die Chromatophoren bei Loligo. Arch. f. Naturgesch., Jg. 12, Bd. 1 (1846).*
9. **Klemensiewicz, R.**, *Beiträge zur Kenntnis des Farbenwechsels der Cephalopoden. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. 78, Abt. 3 (1878).*
10. **Leydig, F.**, *Pigmente der Hautdecke und Iris. Verhandl. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. 22 (1889).*
11. **Pouchet, G.**, *Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. norm. et pathol. de l'homme et des animaux (1876).*
12. **Sangiovanni, G.**, *Descrizione d' un particolare sistema di organi cromoforo-espansivo-dermoideo e dei fenomeni d'esso produce, scoperto nei molluschi cefalopodi. Giorn. enciclop. di Napoli, Anno 13, Frorieps Notizen aus d. Gebiete d. Natur- u. Heilkunde, Bd. 5 (1823).*
13. **Semper, Karl**, *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere, Leipzig, Bd. 39/40 d. internat.-wiss. Bibliothek (1880).*
14. **Steiner, J.**, *Die Funktionen des Zentralnervensystems. Abt. 1. Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns, Braunschweig 1885.*

Erster Teil: Wirbellose.

I. Das Verhalten der Chromatophoren bei den niedersten Tierstämmen.

Bei den Protozoen, Tieren ohne zellig gesonderte Organe und Gewebe, kann von Chromatophoren als histologisch selbständigen Elementen nicht die Rede sein. Wohl aber sind häufig feinkörnige gefärbte Einschlüsse im Protoplasma, ja sogar direkte Pigmenthäufungen, z. B. bei Radiolarien, beobachtet worden.

Erst bei den Cölenteraten treten Zellen auf, die im histologischen Sinne als Pigmentzellen anzusprechen sind. Schon bei dem niedersten Kreis dieses Tierstammes, den Spongien, wurde von K. v. Lendenfeld (6) in seinen Untersuchungen über Südseecölenteraten ein Farbenwechsel beschrieben, indem bei *Aplysilla violacea*, einem violett gefärbten Schwamm, die Bestrahlung des Schwammes mit konzentriertem violetten Licht sogleich einen roten Schimmer auftreten läßt, welcher im diffusen Tageslicht nicht sichtbar ist. Eine Erklärung über das Zustandekommen dieser Farbenveränderung, welche vielleicht durch Fluoreszenz hervorgerufen wird, hat v. Lendenfeld nicht gegeben, wohl aber erwähnt der Autor, daß abgestorbene Schwämme, deren ektodermales Plattenepithel von der äußeren Oberfläche stets abgestoßen ist, den roten Schimmer unter

keinen Umständen zeigen, obwohl die schwarz-violette Farbe des Schwammes unverändert erhalten geblieben ist. Aus dieser letzteren Angabe v. Lendenfelds kann man wohl annehmen, daß die Farbenänderung im geschilderten Versuche durch die Epithelzellen bedingt ist, die aber nicht als Pigmentzellen angesehen werden können.

Im direkten Sonnenlicht erscheint die Oberfläche des Schwammes samtartig und zeigt einen karmesinroten Schimmer, der durch eine fluoreszierende Wirkung der äußersten Zellschicht oder vielleicht der Cilien der Ektodermzellen hervorgerufen wird. Der Bestandteil des Ektoderms, welcher die Fluoreszenz verursacht, verliert, in Alkohol gelöst, seine fluoreszierenden Eigenschaften. Nach diesen Angaben v. Lendenfelds würden wir bei den Spongien bereits Fluoreszenzzellen anzunehmen haben, also Elemente, die für Färbungserscheinungen, welche an höheren Tieren auftreten, von großer Bedeutung sind.

Aber auch echte Pigmentzellen beschreibt v. Lendenfeld. In der Haut von *Aplysilla* trifft man dicht zusammengedrängt große amöboide Zellen. „Die lappenförmigen vorderen Fortsätze werden von hyalinem Plasma gebildet, und erst nachdem dasselbe eine Strecke weit vorgegangen ist, ergießt sich der körnige Inhalt in die Fortsätze hinein. Die hinteren feinen Pseudopodien sind stets von trübem Plasma gebildet und scheinen dadurch zu entstehen, daß das körnige Plasma an einigen Stellen haftet und daher in der Bewegung zurückbleibt.“ Der ovale Kern liegt hinter der Mitte. Außer zahlreichen feineren und gröberen stark lichtbrechenden Körnchen enthält das zentrale Protoplasma rundliche, fast undurchsichtige, dunkelviolette Körnchen. Diese sind es, welche dem Schwamm seine Farbe verleihen. In der Haut ist aller Farbstoff an diese amöboiden Zellen gebunden, während alle übrigen Teile derselben farblos sind. Bei der in der Adria lebenden *Aplysilla sulfurea* enthalten die amöboiden Zellen gelbe Pigmentkörnchen. Im Innern des Schwammes sind aber die Pigmentkörnchen nicht auf die Wanderzellen allein beschränkt. Auch bei *Dendrilla rosea* ist der Farbstoff an kleine Körnchen gebunden, welche wahrscheinlich ausschließlich in den Wanderzellen vorkommen. Bei Behandlung mit Alkohol verwandelt sich der rosa Farbstoff in einen bräunlichen fleischfarbenen. Tote Schwämme, die an keiner Stelle mehr Flimmerung zeigen, bleiben im Meerwasser einige Tage lang schön rot, erst später nehmen sie eine schmutzig-bräunliche Färbung an.

Dendrilla aërophoba ist ebenso wie *Aplysina aërophoba* schwefelgelb gefärbt und zeigt ebenso wie diese den gleichen Farbenwechsel infolge der Einwirkung von Süßwasser, Luft oder anderen schädlichen Substanzen. Der Schwamm wird, wenn er unter günstigen Umständen langsam abstirbt, allmählich von der Oberfläche gegen die Mitte zu schön blau. Später wird die Farbe ein sehr dunkles Blau, fast Schwarz. Durch Alkohol wird er schmutzig-kupferrot gefärbt. Dieser Farbstoff geht zum Teil in Lösung und fällt dann als brauner Niederschlag wieder aus. Der Farbstoff findet sich bei *Dendrilla* in kleinen Körnchen, während er bei *Aplysina aërophoba* konkrementartige Ballen bildet. Der Farbenwechsel des Schwammes ist im zentralen Teile, selbst dann, wenn man ihn durchschnitten hat, weder durch Einwirkung von Süßwasser, noch der von Alkohol so intensiv wie an der Oberfläche, was nach v. Lendenfeld darauf zurückzuführen ist, daß

die Haut von *Dendrilla*, ebenso wie die der anderen australischen Schwämme besonders reich an amöboiden Wanderzellen ist, und deshalb besonders viel Pigmentkörnchen enthält. Die im Leben schwefelgelben Pigmentkörnchen sind auch hier ausschließlich an die Wanderzellen gebunden.

Diese Farbstoffzellen stehen nach v. Lendenfeld in wesentlicher Beziehung zur Ernährung des Schwammes. Der Farbstoff selbst ist aber kein Nahrungsstoff, sondern die Zellen sind als den roten Blutkörperchen der Wirbeltiere vergleichbare Gebilde anzusehen.

Wenn wir auch keine ausreichende Erklärung für den Mechanismus der Farbenänderungen bei den Spongien durch die Arbeiten v. Lendenfelds gewonnen haben, so sind sie doch geeignet, das größte Interesse der Physiologen zu beanspruchen und lassen gerade systematische physiologische Untersuchungen des Farbenwechsels der Spongien, welche Tierklasse bisher von den Physiologen ganz beiseite gelassen wurde, sehr aussichtsreich und wünschenswert erscheinen. Gerade auch die physiologische Bedeutung der Farbstoffzellen, welche ihnen v. Lendenfeld zuerkennt, fordert die Aufmerksamkeit der Physiologen heraus, weil sie uns auf eine Funktion der Pigmentzellen hinweist, welche von den Physiologen bisher eigentlich so gut wie vollkommen außer acht gelassen wurde. Vielleicht gewinnen wir bei weiteren Untersuchungen nach dieser Richtung hin ein Verständnis für das bei manchen Tierarten gewiß höchst auffallende Vorkommen zahlreicher Pigmentzellen in den inneren Organen, insbesondere im Verdauungsrohr.

Auch Franz Eilhard Schulze (10) beschreibt bei Spongien in der Nähe der Geißelkammern gelegene Zellen von verschiedener Form, welche im Leben wahrscheinlich amöboide Bewegungen ausführen, und die an den dunkel gefärbten Tieren reichlich dunkelbraune Pigmentkörnchen enthalten.

Bei Acalephen (Scyphomedusen) finden sich nach J. V. Carus (2) häufig Pigmentzellen in der zarten, aus polyedrischen Zellen gebildeten Epidermis, welche das Körperparenchym überzieht. Ob diese Zellen Formveränderungen zeigen, welche einen Farbenwechsel herbeiführen, scheint nicht untersucht zu sein.

Ferner hat C. Keller (5) bei *Cassiopeia polypoides*, einer Meduse des Roten Meeres, Zellen beschrieben, die in der Schirmgallerte in großen Mengen dicht unter dem Epithel eingebettet und meist zu kugeligen oder länglichen Haufen vereinigt sind. Sie sind intensiv gelbbraun und werden von Keller als Pigmentzellen bezeichnet, doch hält der Autor selbst diese Gebilde für identisch mit den gelben Drüsenzellen, welche O. Hamann bei einem großen Teil der Rhizostomen aufgefunden hat, so daß wir diese Zellen den Pigmentzellen im engeren Sinne des Wortes nicht zuzählen dürfen.

Auch bei den Würmern sind nach Angaben von J. V. Carus und F. Leydig Pigmentzellen beobachtet worden; insbesondere hebt Leydig (7) hervor, daß man zwischen den rundlichen, eckigen Epidermiszellen bei *Piscicola* stark verästelte Pigmentzellen gewahrt. Carus (2) weist ferner darauf hin, daß gerade bei den Würmern sehr häufig die Färbung von einer eigentümlichen Faserung herrührt, wodurch eine Irideszenz hervorgerufen wird.

Aus der Klasse der Anneliden sind Chromatophoren bei Hirudineen beschrieben worden.

Die Pigmente der Hirudineen hat Leydig (7) sehr eingehend studiert. Das Pigment von *Piscicola* kann schwarze, rotbraune, schmutzig-gelbe, violette oder grüne Farbe haben. Das Pigment ist zum Teil in vielseitig verästelten, mit deutlichen Kernen und Membranen versehenen Zellen enthalten, die zum Teil durch Kommunikation Netze bilden. Andererseits kommt das schmutzig-gelbe Pigment in Anhäufungen vor, die zwar einen Kern, aber keine Zellmembranen erkennen lassen. Endlich kommt das Pigment in Klümpchen (Leydig nennt sie „Molekeln"), oder in Tropfen vor, ohne jede Andeutung zelliger Differenzierung. Während bei *Piscicola*, wie bei vielen anderen Würmern, fast alle Organe mit Pigment versehen sind, besitzt *Clepsine* nur in der Haut Pigment, die anderen Organe besitzen davon nur ganz geringfügige Spuren. Das Hautpigment von *Hirudo medicinalis* läßt nur teilweise einen zelligen Charakter erkennen. In diesem Falle sind verästelte mit Kernen versehene Zellen vorhanden, besonders in der Fußscheibe und am Kopf. Es sind sehr zierliche Zellen, welche unter dem strukturlosen Oberhäutchen liegen. In tieferen Schichten trifft man Pigmenthaufen an, die nur hie und da den Anschein zelligen Charakters bieten. Bei *Nephelis* bildet das gelbe Pigment der Haut Klümpchen, während das schwarze in dendritisch verzweigten Zellen sich vorfindet. Bei *Clepsine* sind die im auffallenden Licht weiß erscheinenden Flecke Zellen mit bläschenförmigem Kern, einem Kernkörperchen und körnigem Pigment als Zellinhalt. Dagegen sind die roten Pigmenthäufchen ohne jeden Zellcharakter. Die Membranen der Pigmentzellen bei *Piscicola* und *Clepsine* bilden sich erst später im ausgewachsenen Zustand.

Leydigs Angaben wurden von Hachlov (4) an verschiedenen Hirudineen vollständig bestätigt und noch dahin gehend ergänzt, daß das in den Chromatophoren vorhandene schwarze, dunkelbraune oder orangefarbene Pigment gewöhnlich in gesonderten Chromatophoren vorkommt, aber es gibt auch Chromatophoren, welche gleichzeitig zweierlei Pigmente enthalten, also polychrom sind wie die Chromatophoren der Crustaceen.

Graf (3) hält die Pigmentzellen der Hirudineen für amöboide Wanderzellen, die die Aufgabe haben, die beim Stoffwechsel gebildeten Pigmente in die Haut zu transportieren und dort abzulagern. Da es sich um Beseitigung von Produkten des Stoffwechsels durch diese Zellen handelt, so bezeichnet sie Graf als Exkretophoren. Das in der Haut befindliche Pigment soll aus den abgerissenen Zellfortsätzen stammen, die die Exkretophoren zwischen die Epidermiszellen senden. Da die abgerissenen Fortsätze von ihren Zellen (Kernen) abgetrennt sind, so sterben sie ab. Diese Auffassung von Graf widerspricht aber den durch Leydig und Hachlov festgestellten histologischen Tatsachen, die zu den Zellen gehörige weitverzweigte Fortsätze nachgewiesen haben, so daß Grafs Beobachtungen wohl andere Zellen betreffen als echte Chromatophoren.

H. Rathke (9) beschreibt Chromatophoren bei *Nephelis* und *Clepsine*. Bei *Nephelis* beginnt die Pigmentierung einige Tage nach der Geburt zunächst an der Rücken- und Bauchfläche, indem die hier gelegenen Hautzellen beginnen, eine molekulare Masse von gelbbrauner Färbung in sich abzulagern und immer stärker anzuhäufen. „Später entwickeln sich zwischen den braunen auch schwarze Pigmentzellen von mehr oder minder zackigem oder strahligem Aussehen."

Bei *Clepsine* erscheinen die Pigmentflecken bereits einige Tage vor Abtrennung vom mütterlichen Tier, wo sie zuerst in spärlichen Reihen am Rücken auftreten und sich dann nach der Geburt des Tieres sehr rasch vermehren. Die Flecken haben eine wechselnde Form und Größe und sind als Pigmentzellen zu deuten, die einen hellen Kern im braunen Pigment meist leicht erkennen lassen. In den tieferen Lagen der Körperdecke kommt außer den beschriebenen noch eine zweite Form von sehr großen Pigmentzellen vor, die gelblichgrüne Pigmentkörnchen enthalten. Auch Kalkkörperchen kommen in der Haut vor, welche sich durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen auszeichnen.

Bei Echinodermen hat v. Uexküll (11) einen auffallenden Farbenwechsel beschrieben, der durch Belichtung und Verdunklung experimentell erzeugt werden kann. *Centrostephanus* entfärbt sich nach einem etwa halbstündigen Aufenthalt im Dunklen, wobei sich alle schwarzen Chromatophoren, mit Ausnahme jener der Madreporenplatte, zusammenziehen. Am Licht dehnen sich die Chromatophoren wieder aus und nehmen verästelte Gestalt an, wodurch das Tier dunkel wird. Bei jungen Tieren entfärbt sich der Analstern; ältere Tiere, die längere Zeit im Dunklen waren und hell geworden sind, zeigen am Lichte gleichfalls zuerst eine Expansion der Chromatophoren am Analstern, später reagieren auch die anderen Chromatophoren. Die Geschwindigkeit der Reaktion ist von der Intensität des Lichtes abhängig. Ganz analog wie *Centrostephanus* verhält sich *Arbacia pustulosa*, die in der Dunkelheit braun gefärbt ist, während sie im Licht tiefschwarz erscheint.

Leider enthalten v. Uexkülls Angaben keine näheren histologischen Details über den Bau der Chromatophoren, sowie über die sich bei den Pigmentbewegungen abspielenden Prozesse in diesen als Zellen nicht nachgewiesenen Chromatophoren. Denn es wäre möglich, daß es sich um Pigmentströmungen in einem Kanalsystem handelt. Es ist deshalb dringend erwünscht, die Beobachtungen v. Uexkülls durch neue genaue histologische Untersuchungen zu ergänzen.

Die Bedeutung der Pigmentverschiebung erblickt v. Uexküll in einer Schirmwirkung zum Schutze eines nach v. Uexkülls Vermutung hinter den Chromatophoren gelegenen Farbstoffes, der durch Licht zersetzt wird. Es ist das eine Auffassung der Chromatophorenfunktion, wie sie neuerdings auch von Bauer (1) für die Crustaceen (siehe diese) im Detail durchgearbeitet worden ist.

Aus den Schalen von *Sphaerechinus* hat v. Uexküll durch absoluten Alkohol einen purpur- bis weinroten Farbstoff extrahiert, der gegen direktes Sonnenlicht sehr empfindlich ist und durch dieses zunächst in Gelb übergeführt und dann allmählich fast ganz entfärbt wird. Durch Süßwasser oder Glyzerin lassen sich verschiedene Farben extrahieren, welche von v. Uexküll nicht näher charakterisiert worden sind. Im Dunklen sind alle Farben unbegrenzt haltbar, auch Erhitzen ändert die Farbe nicht. Säure verwandelt das Purpur in Ziegelrot, Alkalien dagegen in Schwarz, aus dem durch Neutralisieren der lichtempfindliche Purpurfarbstoff wiedererhalten wird. An der Sonne gelegene Schalenstücke lassen nur ein gelbes Pigment im Alkoholextrakt erscheinen, dagegen geben im Dunklen aufbewahrte Schalen purpurfarbene Extrakte. Aus Schalen von *Centrostephanus* wurden nur gelbe Farbstoffe ausgezogen.

Die chemische Natur dieses Farbstoffes und seine biologische Bedeutung läßt sich nach v. UEXKÜLLS Angaben nicht beurteilen, ebensowenig ist die Regulation der Pigmentverschiebung, der Angriffspunkt des Reizes klar, so daß neue Versuche sehr lohnend erscheinen.

Literatur.

Niederste Tierstämme.

1. ***Bauer, Victor,*** *Ueber die Ausnützung strahlender Energie im intermediären Farbstoffwechsel der Garneelen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 13 (1912).*
2. ***Carus, J. Victor,*** *System der tierischen Morphologie, Leipzig 1853.*
3. ***Graf, Arnold,*** *Ueber den Ursprung des Pigments und der Zeichnung bei den Hirudineen. Zool. Anz., Jg. 18 (1895).*
4. ***Hachlov, L.,*** *Die Körperwand von Hirudo medicinalis nebst einigen Bemerkungen über die Bayerschen Organe von Clepsine sexoculata. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 29 (1910).*
5. ***Keller, C.,*** *Untersuchungen über neue Medusen aus dem Roten Meere. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 38 (1883).*
6. ***v. Lendenfeld, R.,*** *Ueber Cölenteraten der Südsee. II. Mitteil. Neue Aplysinidae. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 38 (1883).*
7. ***Leydig, Franz,*** *Zur Anatomie von Piscicola geometrica mit teilweiser Vergleichung anderer einheimischer Hirudineen. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 1 (1849).*
8. *— Lehrb. der Histologie des Menschen und der Tiere, Frankfurt a. M. 1857.*
9. ***Rathke, Heinrich,*** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen, herausg. von Rudolf Leuckart, Leipzig 1862.*
10. ***Schulze, Franz Eilhard,*** *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. 8. Mitteil. Die Gattung Hircinia, Nardo und Oligoceras n. g. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 33 (1880).*
11. ***v. Uexküll, J.,*** *Vergleichend-sinnesphysiologische Untersuchungen. II. Der Schatten als Reiz für Centrostephanus longispinus. Ztschr. f. Biol., N. F. Bd. 16, der ganzen Reihe Bd. 34 (1896).*

II. Mollusken (exkl. Cephalopoden).

Bereits bei der 1. Ordnung der Amphineuren, nämlich den Aplacophoren, erwähnt H. SIMROTH (11) Farbzellen und einen Farbenwechsel. Als besonderes Beispiel wird das Verhalten von *Echinomenia* angeführt, welche auf einem roten Korallenstamm rot wird, indem das Tier seine Kalkstacheln, die Spiculae, aufrichtet, während es zwischen weißen Polypen durch Niederlegen der Spiculae weiß erscheint, weil dann die in der Haut liegenden roten Pigmentzellen verdeckt sind. SIMROTH nimmt an, daß es sich bei diesem Vorgang um eine Farbenwahrnehmung handelt, die natürlich um so auffallender ist, als es sich um ein augenloses Tier handelt, weshalb SIMROTH den roten Farbzellen die Farbenperzeption zuschreibt. Seine Auffassung stützt er mit der Angabe von TULLBERG (14), welcher eine Verbindung von Chromatophoren mit einer Nervenfaser bei *Neomenia* beschrieben hat, obgleich SIMROTH selbst die Nervenfaser TULLBERGS für eine Muskelfaser hält.

Zweifellos ist dieser Farbenwechsel von *Echinomenia* ein sehr interessantes physiologisches Phänomen, doch dürfte es wohl vom Standpunkte des Physiologen aus richtiger sein, hier nicht von Farbenwahrnehmung zu sprechen, sondern einen anderen Erklärungsmodus für den Reflex der Aufrichtung der Kalkstacheln, um einen solchen kann es sich doch nur handeln, zu suchen. Wahrscheinlicher sind als Reflexursachen mechanische Reize, Rauhigkeit der Korallenstämme, Glätte der Polypen, oder vielleicht chemische Reize, Vorhandensein von verschiedenen Exkreten dieser Tierarten anzunehmen. Denn von Farbenwahrnehmung oder noch strenger ausge-

drückt Farbenunterscheidung könnte erst dann mit einiger Wahrscheinlichkeit gesprochen werden, wenn z. B. *Echinomenia* auf roten Korallen rot, auf weißen weiß erschiene, wenn andere Reize bei solchen Beobachtungen ausgeschlossen wären. Immerhin verdient der Farbenwechsel von *Echinomenia* eine genauere Untersuchung.

In der Klasse der Lamellibranchiaten treten Pigmente vornehmlich an dem häutig gefalteten oder auch Papillen und Tentakeln tragenden Mantelsaum auf (Claus, 4). Angaben über einen Farbenwechsel der Muscheln habe ich nicht finden können.

Auch über die Pigmentzellen der Gastropoden sind unsere Kenntnisse noch sehr mangelhaft. Pigmenttragende Zellen sind zwar bei den Gastropoden sehr verbreitet, so findet sich nach den Untersuchungen von Franz Boll (1) Pigment in den Plattenepithelien einiger Heteropoden, sowie in vielen Cuticular- und Wimperepithelien der Gastropoden. Bei *Haliotis tuberculata* ist der Mantelteil mit einem schwarzen, körniges Pigment führenden Zylinderepithel überzogen, ferner finden sich in dem Zylinderepithel der Tentakel stets einige oder viele Körnchen eines schmutzig-olivbraunen bis grünlichen Pigmentes. Nach H. Simroth (12) liegt bei *Janthina* ein dunkelschwarzes Pigment, das wohl während des Lebens blau schimmert, in den meisten Epithelzellen an der freien Körperoberfläche. Es findet sich in dicken Klumpen bald distal, bald proximal vom Kern, wobei benachbarte Zellen streckenweise die gleiche Pigmentverteilung aufweisen. Simroth vermutet, daß es sich dabei um Pigmentwanderungen innerhalb der Zellen je nach der Beleuchtung handle. Bei *Vermetus* besitzt der Eingang der Fußdrüsen nach Fr. Houssay (7) ein schwarzes Epithel. Physiologisch interessant ist, daß nach Simroth eine besondere Beziehung zu den Sinnesepithelien besteht, ohne daß allerdings die physiologische Bedeutung dieser Erscheinung klargestellt wäre. So finden sich besondere Pigmentierungen an der sensitiven Region der verschiedenen Osphradien, und es ist wohl kein Zufall, daß auch der Fühler und Kopf von *Cyclostoma*, also exquisit sensitive Organe, pigmentiert sind, während sonst das Epithel farblos ist.

Von *Cypraea tigris* aus der Ordnung der Prosobranchier wird von Broderip (3) angegeben, daß diese Schnecke imstande ist, die Farbe zu wechseln. Bei den von C. Gegenbaur (6) untersuchten Heteropoden enthalten die mit rosaroten oder rotvioletten Flecken bedeckten Arten, *Pterotrachea Friderici* und *Pterotrachea mutica* das Pigment ausschließlich in den Epidermiszellen, ebenso findet sich nach Boll (1) bei *Doris*, einem Opisthobranchier, ein gelbes Pigment in den Epithelzellen des Mantelrandes. Hier wären auch noch die Untersuchungen von H. Müller (10) über die Gattung *Phyllirhoë* zu erwähnen. Die Tiere zeigen an ihrem oberen und unteren Rande unregelmäßig zylindrische opalisierende Körperchen. Etwas tiefer liegen schon mit bloßem Auge sichtbare intensiv gelbe Punkte, welche mit körnigen Massen erfüllte Zellen sind, die bald eine zackige, bald glatte oder rundliche Gestalt haben. Manchmal findet man eine Menge von der Zelle abgehende Radiärfasern, so daß diese Gebilde den Chromatophoren der Cephalopoden sehr ähnlich sind. Ein Formwechsel dieser Zellen wurde nur bei Aenderungen des Kontraktionszustandes des ganzen

Tieres bemerkt, wobei diese Zellen bald flacher, bald dicker wurden.

Neuerdings wurden die Chromatophoren von *Phyllirhoë bucephala* von BORN (2) als vielkernige (2—12 Kerne) Gebilde beschrieben, welche zwischen den einzelnen Kernen Zellkonturen zeigen. Die Kerne selbst sind bläschenförmig und liegen an verschiedenen Stellen der Zelle. Auch die Pigmentverteilung zeigt verschiedene Bilder; häufig findet sich das Pigment in großer Menge um den Kern gelagert, zuweilen ist es aber an die Zellperipherie gedrängt. Einwandfreie Verbindungen der Pigmentzellen mit Muskel- und Nervenfasern ließen sich nicht nachweisen. Hingegen beschreibt BORN eigenartige Wanderungen der ganzen Zellen, indem sich die einzelnen Zellen der obenerwähnten vielkernigen Gebilde voneinander entfernen. Zunächst bestehen zwischen ihnen deutliche protoplasmatische Verbindungsbrücken, die mit dem Abrücken der Zellen voneinander immer feiner werden und schließlich nicht mehr nachweisbar sind. Diese fast kreisförmigen Gebilde haben zahlreiche homogene Ausläufer und größere Kerne. Aus der Darstellung BORNS geht leider nicht klar hervor, ob der Autor dieses Auseinanderrücken der Zellen als amöboide Wanderungen selbständiger Zellen ansieht, oder Aussenden von Pseudopodien, die sich nachher zu Zellen entwickeln. (Einfaches Abschnüren von Zellteilen.) Jedenfalls kann man sich aus den Angaben BORNS kein klares Bild von den physiologischen Ursachen dieser Zellwanderung machen. Denn es wäre denkbar, daß es sich um verschiedene Entwicklungsstadien eines sich bildenden zusammenhängenden Organsystemes der Chromatophoren handelte, wie es KEEBLE und GAMBLE (siehe Kapitel „Crustaceen“) für die Crustaceen beschrieben haben.

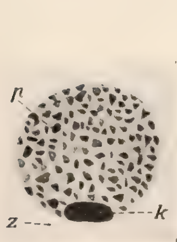


Fig. 1.

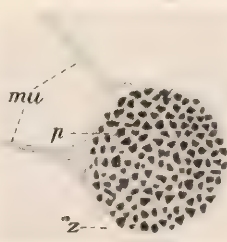


Fig. 2.



Fig. 3.

Fig. 1 u. 2. *Phyllirhoë bucephala*. Chromatophoren vom Kopf. *k* Kern, *p* Pigment, *z* Zellhaut, *mu* Muskel. Fig. 3. Chromatophore vom Körper. (Nach TROJAN.)

An konserviertem Material hat TROJAN (13) die Chromatophoren von *Phyllirhoë bucephala* untersucht. Es sind große, unmittelbar unter der Haut gelegene kugelige Zellen von 25—35 μ Durchmesser (Fig. 1—3), die im ganzen Körper mit Ausnahme der Tentakel vorkommen. Der elliptische Kern ist basal gelegen und schwer zu sehen, weil er von den bei der Färbung der Präparate aufgenommenen künstlichen Farbstoffen verdeckt wird. Die gelben Pigmentkörnchen der Zellen selbst haben unregelmäßige Form. Die Zellen sind von einer ziemlich dicken Zellhaut umschlossen. An den Chromatophoren des Kopfes

beschreibt Trojan radiär angeordnete Muskelfasern, die an der Zellhaut inserieren. Die dafür gegebenen Abbildungen lassen es allerdings als wahrscheinlich erscheinen, daß es sich um Muskelfasern handelt, wenngleich diese Deutung der Figuren nicht absolut zwingend erscheint. Die Chromatophoren des Körpers liegen in ziemlich tiefen Einstülpungen der Haut und dürften ebenfalls Kontraktionen bzw. Expansionen vollführen, da auch hier radiär angeordnete Elemente knapp unter der Oberfläche in einer seichten muldenartigen Vertiefung liegen. Jedenfalls stimmen Trojans Angaben in den wesentlichen Punkten mit denen von H. Müller überein, so daß wir bei *Phyllirhoë* tatsächlich ähnliche Chromatophoren wie bei den Cephalopoden antreffen.

Bei den zu den Pulmonaten gehörigen *Limax variegatus* und *carinatus* hat Leydig (8) echte Chromatophoren beschrieben.

Im Epithel der Haut kommt bei Landschnecken, obwohl die Epithelien meist glashell ohne Pigment sind, namentlich bei Helicinen, gelbes oder auch dunkles Pigment vor. In der Lederhaut liegen bewegliche dunkle Pigmentzellen, auf die Leydig (9) den von ihm bei *Limax variegatus* und *Limax carinatus* beobachteten Farbenwechsel bezieht. Die letztgenannte Schnecke hat einen graurötlichen Farbenton; wurden solche Tiere über Nacht in eine feuchte Blechkapsel gesperrt, so zeigten sie am anderen Tag an Stelle des rötlichen Farbentons eine dunkle Färbung. Ein in Kaliumbichromatlösung geworfenes lebendes Tier hellt sich, solange es lebt, stark auf; im Tode wird es auf dem Rücken dunkel, fast schwarz. *Limax variegatus* zeigt ein deutliches wechselndes Farbenspiel, indem die Pigmentflecke ihre Lage wechseln. Wenn auch diese kurzen Mitteilungen Leydigs uns nicht gestatten, eine genauere Analyse des Farbenwechsels bei den genannten Schnecken vorzunehmen, so kann doch an der Existenz eines solchen nicht gezweifelt werden. Es müssen erst neue genauere physiologische Versuche über die Mechanik des Farbenwechsels der Schnecken angestellt werden.

Viel eingehender behandelt Leydig dagegen die anatomischen und histologischen Verhältnisse der Chromatophoren, wobei er unter anderem hervorhebt, daß z. B. bei *Limax arborum* auch die Begrenzung des Leibesraumes schwarz gefärbt ist, und bei *Helix arbustorum* erstreckt sich die Pigmentierung auch auf die inneren Organe. Die Chromatophoren aller Limaceen sind viel kleiner als die der Wirbeltiere. Die dem freien Auge als dunkle Flecke erscheinenden Punkte, welche einzelne große Chromatophoren vermuten ließen, bestehen in Wirklichkeit aus einer Anhäufung dieser kleinen Pigmentzellen. Außer dem dunklen Pigment, welches in den oberen Cutisschichten liegt, kann auch ein bräunliches zugegen sein, welches dem metallisch glänzenden der Batrachier entspricht und sich namentlich in der Haut des Schildes von *Limax agrestis* und *marginatus* sehr ausgebreitet vorfindet, wobei durch die Pigmentanhäufungen gewisse Zeichnungen entstehen. Am stärksten ist diese Pigmentanhäufung bei *Limax cinereoniger*.

Dagegen fehlt bei *Arion empiricorum*, namentlich an den hellroten Tieren, das dunkle Pigment fast vollständig, noch am ehesten bleibt es an der Haut des Kopfes erhalten. An diese Beobachtung knüpft Leydig eine biologisch sehr beachtenswerte Bemerkung an. „Das Beharren des dunklen Pigmentes am Kopf oder wenigstens im

Musculus retractor des Fühlers ist bemerkenswert und hängt wohl mit dem Bedürfnis des Auges für Lichtempfinden zusammen. Es ist der Zurückzieher des oberen Fühlers oder Augenträgers nicht selten ganz dunkel pigmentiert bei sonst ganz farblosem Körper, z. B. *Helix fruticum.* Es gibt auch Arten, bei denen in diesem Muskel das Pigment ganz fehlt, so z. B. bei *Helix pulchella,* wo alsdann die Augenpunkte mit dem Chorioidalpigment besonders lebhaft von dem sonst hellen Tier abstechen."

Ob es das Bedürfnis nach Licht ist, wie Leydig glaubt, das die Pigmentierung verursacht, scheint doch sehr zweifelhaft, viel eher würde auch hier die oben erwähnte Anschauung Simroths plausibel erscheinen, wonach es sich auch in den von Leydig beschriebenen Fällen um eine auffallende Pigmentierung ausgesprochen sensibler Gebilde handelt.

Da Leydig bei manchen Schneckenarten ganz farblose Exemplare aufgefunden hat, die er direkt als Albinos bezeichnet, während andere Tiere derselben Species stark pigmentiert sind, so glaubt er diese Verschiedenheiten der Pigmententwicklung durch die verschiedene Oertlichkeit, an der die Tiere leben, erklären zu müssen.

Neuerdings hat Distaso (5) das Pigment von *Helix*-Arten genauer untersucht und gefunden, daß den Pigmentbändern entsprechend subepithelial angeordnete Anhäufungen von Pigmentzellen vorhanden sind, von denen aus das Pigment in Körnchenreihen in das Epithel übertritt. Ob diese Körnchenreihen von einer Wand umgeben sind, war nicht zu entscheiden. Die subepithelial gelegenen Pigmentzellen sind aber zweifellos echte Chromatophoren, die mit Pigmentkörnchen gefüllt sind und einen Kern besitzen, der sehr arm an Chromatin ist. Die Zellen besitzen gegen das Epithel zu gerichtete Ausläufer, die ihnen sternförmige Gestalt verleihen; die Zellmembran konnte zwar nicht beobachtet werden, trotzdem zweifelt Distaso aber nicht an ihrer Existenz. Von besonderem Interesse ist Distasos Angabe, daß im Mantel der untersuchten Helicinen niemals Pigment vorkommt, das nicht in den charakteristischen Chromatophoren enthalten ist.

Das Pigment der Chromatophoren ist nach Distasos Beobachtungen ein Umwandlungsprodukt des in das Plasma der Zelle übergetretenen Chromatins. Das Chromatin des Kernes ballt sich allmählich zusammen, der Kern wird immer blasser und ärmer an Chromatin, während sich um den Kern Wolken von Pigment ablagern. Ob die von Distaso beobachteten Erscheinungen aber den Schluß gestatten, daß das Pigment sich aus dem Chromatin bildet, scheint mir zwar noch nicht sicher, aber möglich zu sein, denn der Schwund von Chromatin und die Anhäufung des Pigmentes in den Zellen können zeitlich nebeneinander bestehen, ohne daß das Chromatin die Muttersubstanz des Pigmentes zu sein braucht.

Arion ater zeigt nach Bolls (1) Untersuchungen zwar unter dem Epithel eine dichte Lage körnigen Pigmentes, welches das Bindegewebe ganz und gar verdeckt, etwaige Pigmentzellen sind aber nicht unterscheidbar, die ganze Schicht erscheint diffus infiltriert. Besonders erwähnt sei noch, daß in der Haut der Landpulmonaten die Becherzellen eine eigentümliche Umwandlung zu einzelligen Farbdrüsen erfahren.

Ueber die Chromatophoren der Pteropoden sind wir durch die Arbeiten von Kölliker und H. Müller sowie C. Gegenbaur schon frühzeitig unterrichtet worden. Zuerst wurden von Kölliker und H. Müller (10) die Chromatophoren, sowie ein Farbenwechsel bei *Cymbulia radiata* beobachtet. „Als das zarte Tierchen zufällig aus einiger Höhe in eine flache Schale mit Wasser fiel, bedeckte sich im Moment der rundliche Leib mit großen, schön rosafarbenen Flecken, welche nach einigen Sekunden wieder zu kleinen schwarzbraunen Pigmentpunkten sich zusammenzogen, und dasselbe Phänomen wiederholte sich, so oft das Tierchen unsanft angefaßt oder das Gefäß, welches dasselbe enthielt, geschüttelt wurde. Dagegen zeigte sich der Farbenwechsel nicht, sobald das Tier sich selbst überlassen wurde." H. Müller hat durch die mikroskopische Untersuchung die Existenz großer Pigmentzellen festgestellt, um welche wie bei den Cephalopoden viele spindelförmige Muskelfasern radiär angeordnet sind.

Noch eingehender als H. Müller hat Gegenbaur (6) in seiner Monographie „Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden" das Verhalten der Pigmentzellen studiert. *Cymbulia quadripunctata* n. sp. zeigt 4 rote Flecken auf den Flossen, die bereits mit freiem Auge ein sichtbares Pulsieren erkennen lassen, indem sie bald größer und deutlich rot erschienen, bald wieder zu kaum sichtbaren schwarzen Punkten zusammenschrumpften. Dabei alternierten die vorderen und hinteren Flecke ganz regelmäßig in ihrer Expansion und Retraktion, so daß auf jeder Seite immer nur ein vorderer Fleck sichtbar war, während der hintere als schwarzes Pünktchen erschien und umgekehrt. Die mikroskopische Untersuchung ergab auch hier die Anwesenheit von Pigmentzellen.

Tiedemannia hat nach Gegenbaur bereits zweierlei Arten von Pigmentzellen. Die erste Gattung liegt in großen im Parenchym der Flosse befindlichen Hohlräumen und ist durch feine, dichtstehende, oft verästelte Fasern, welche vom Aequator der rundlichen Zelle entspringen, an die Wandung des Hohlraumes befestigt. Diese Fasern sind keine bloßen Ausläufer der Pigmentzelle, sondern selbständige, aus eigenen Zellen hervorgegangene Elemente, worauf die an den einzelnen Fasern vorhandenen Kerne hindeuten. Die Pigmentzellen haben eine scharf konturierte Membran, welche eine durchsichtige homogene Substanz einschließt, um welch letztere dunkle, braun gefärbte Pigmentkörnchen liegen, welche die hyaline Substanz bald vollständig bedecken, bald in Lücken hervortreten lassen. Zuweilen bemerkt man zwischen den Pigmentkörnern und der Membran einen hellen Saum, welcher von einer Flüssigkeitsschicht herzurühren scheint. Obzwar ein Kern in diesen pigmentierten Gebilden nicht mit Bestimmtheit beobachtet werden konnte, so ist doch Gegenbaur von der Zellnatur dieser Gebilde überzeugt. Wir werden sehen, daß diese histologischen Beobachtungen ganz analog sind mit den später ausführlich zu beschreibenden Befunden über den Bau der bei den Cephalopoden vorhandenen Chromatophoren.

Aber auch in ihrem physiologischen Verhalten schließen sich die Chromatophoren von *Tiedemannia* ganz dem der Cephalopoden an, wie bereits Gegenbaur hervorhebt, indem sie auffallende Formveränderungen erkennen lassen. Bei längerer Beobachtung von *Tiedemannia* bemerkt man am Mantel und Flossenrand ein allmähliches Verschwinden der großen braunen Flecke, welche sich bis

auf feine schwarze Punkte verkleinern und nach einiger Zeit allmählich wieder zur ursprünglichen Größe und Farbe der Flecke sich ausbreiten. Diese Formveränderungen der Flecke wurden auch mikroskopisch untersucht. Die Ausdehnung der Zellen geschieht durch die vom Aequator der Zellmembran ausgehenden Fasern, die deshalb als Muskelfasern anzusehen sind, und ist häufig ungleich, so daß die Zelle oft bizarre Gestalt annimmt. Die vollständig expandierte Zelle hat die Gestalt einer flachen Linse und den Durchmesser des sie umgebenden Hohlraumes. Das Pigment bedeckt dann niemals die ganze Innenfläche der Zellmembran, sondern sammelt sich meist im Kreis, oft auch halbkreisförmig um den Rand des Binnenraumes der Zelle und läßt dann den hyalinen Zellinhalt an den pigmentfreien Stellen durchscheinen. Auch mit freiem Auge sind die Pigmentkreise leicht zu erkennen. Die Schnelligkeit der Kontraktion ist verschieden, sie dauert von einer halben Minute bis zu $^3/_4$ Stunden und mehr.

Die Verkleinerung, Retraktion, der Zelle erfolgt durch die Erschlaffung der peripheren Muskulatur, sowie durch die Elastizität der Zellmembran; aber auch der hyalinen Substanz kommt nach Gegenbaur eine aktive Rolle hierbei zu. Die hyaline Substanz teilt sich zuweilen in mehrere rundliche Partien, in deren Interstizien die Pigmentkörnchen liegen. Sind die Muskeln erschlafft, dann folgt die Zellmembran rein passiv der Kontraktion der hyalinen Substanz, die ganze Zelle nimmt wieder kugelige oder eiförmige Gestalt an, wobei die Pigmentkörner den hyalinen Inhalt umlagern, so daß die Zelle dem unbewaffneten Auge wieder als dunkler Punkt erscheint.

Die gleichen Verhältnisse wie diese Chromatophoren von *Tiedemannia* zeigen auch jene bereits oben beschriebenen von *Cymbulia quadripunctata*, nur daß bei ihnen das Pigment im retrahierten Zustand der Zelle rotbraun, im expandierten schön mennigerot erscheint.

Die zweite Art von Pigmentzellen findet sich in den gelben Flecken von *Tiedemannia chrysosticta*. Es sind sternförmige Zellen, deren Fortsätze sich vielfach verästeln und an ihren Enden kolbig angeschwollen sind. Sie liegen im Parenchym, ohne von einem gesonderten Hohlraum umschlossen zu sein. Ihre Zellmembran ist sehr zart, oft schwer zu sehen, der Zellinhalt besteht gleichfalls aus einer hyalinen Substanz und Pigmentkörnern. Trotzdem Muskeln an diesen Zellen nicht beobachtet wurden, will Gegenbaur deren Existenz doch nicht in Abrede stellen. Das Pigment ist bald in dem Zellkörper, bald in den Fortsätzen angehäuft, im letzteren Falle erscheint der Zellkörper vollkommen farblos. Oft sind in den Fortsätzen nur einzelne Körnchengruppen vorhanden, oder sie sind nur zur Hälfte mit Pigment gefüllt. Bei den verschiedenen Ausbreitungszuständen scheint die Zellmembran fast gar nicht aktiv beteiligt zu sein, nur die hyaline Grundsubstanz scheint durch ihre Bewegung die verschiedenen Verteilungen des Pigmentes zu bewirken, indem sie selbst sich in den verschiedenen Teilen der Zelle ansammelt. Gegenbaur vertritt die Meinung, daß die Bewegung der hyalinen Substanz nur die Pigmentansammlung im Zellkörper verständlich erscheinen lasse, nicht aber in den Fortsätzen, dazu müßte noch eine aktive Kontraktion der Zellmembran angenommen werden. Diese durch keinerlei

Beweise gestützte Annahme Gegenbaurs scheint ganz entbehrlich zu sein, da nach unseren gegenwärtigen Anschauungen über die Protoplasmabewegungen kein Grund vorliegt, warum das Protoplasma nicht in die Zellfortsätze eindringen könnte.

Die Tätigkeit dieser zweiten Chromatophorenart ist eine äußerst langsame, die nur durch lange dauernde Beobachtung festzustellen ist. Häufig kann man aber auch dann noch keine Bewegung sehen. Bei frisch gefangenen Tieren scheint die Bewegung am besten zu beobachten, während sie bei abgematteten Exemplaren nur sehr schwach und bei toten Tieren gar nicht mehr verhanden ist.

Auf mechanische Reizung, Stechen mit einer Nadel, reagieren nur die Chromatophoren der ersten Art, während die der zweiten Kategorie keinerlei Reaktion erkennen lassen. Bei diesem Versuch reagieren die Chromatophoren nicht sofort, sondern erst nach dem Verlauf von 1 Minute, wobei sich der Reizerfolg über den ganzen Körper erstreckt. Waren die Chromatophoren vor der Reizung expandiert, so werden sie nach der Einwirkung des Reizes retrahiert, während die Applikation desselben Reizes auf retrahierte Chromatophoren ihre Expansion zur Folge hat.

Literatur.

Mollusken (mit Ausschluß der Cephalopoden.)

1. ***Boll, Franz,*** *Beiträge zur vergleichenden Histiologie des Molluskentypus. Arch. f. mirkrosk. Anat., 1869 Suppl.*
2. ***Born, E.,*** *Beiträge zur feineren Anatomie der Phyllirhoë bucephala. Sitz.-ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 1907.*
3. ***Broderip,*** *Zitiert nach Franz Leydig. Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, Frankfurt a. M. 1857.*
4. ***Claus, C.,*** *Kleines Lehrbuch der Zoologie, Marburg 1880.*
5. ***Distaso, A.,*** *Die Beziehungen zwischen den Pigmentbändern des Mantels und denen der Schale bei Helix nemoralis L. und hortensis Müller nebst Bemerkungen über die Entstehung des Pigmentes bei Mollusken. Biol. Ctbl., Bd. 28 (1908).*
6. ***Gegenbaur, Karl,*** *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden, Leipzig 1855.*
7. ***Houssay, Fr.,*** *Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes. Arch. de Zool. expér. et génér. (2) T. 2 (1884). Zitiert nach Simroth No. 12.*
8. ***Leydig, Franz,*** *Bemerkungen über Farben der Hautdecke und Nerven der Drüsen bei Insekten. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 12 (1876).*
9. — *Die Hautdecke und Schale der Gastropoden nebst einer Uebersicht der einheimischen Limnacinen. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 42, Bd. 1 (1876).*
10. ***Müller, H.,*** *in C. Gegenbaur, A. Kölliker und H. Müller. Bericht über einige im Herbste 1852 in Messina angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen. Ztschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 4 (1853).*
11. ***Simroth, H.,*** *In H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 3 Mollusca. Abt. I. Amphineura und Scaphopoda, Leipzig 1892—1894.*
12. — *Idem. Abt. II. Gastropoda prosobranchia, Leipzig 1896—1907.*
13. ***Trojan, Emanuel,*** *Ein Beitrag zur Histologie von Phyllirhoë bucephala Péron u. Lesueur mit besonderer Berücksichtigung des Leuchtvermögens des Tieres. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 75 (1910).*
14. ***Tullberg,*** *Neomenia a new genus of invertebrate animals. Bih. till k. Svensk. vet. Akad. Hand., Bd. 3 (1875). Ref. Arch. de Zool. expér. et génér., Année 5 (1876).*

III. Cephalopoden.

A. Einleitung.

Am eingehendsten von allen Mollusken sind bezüglich der Anatomie und Physiologie des Farbenwechsels die Cephalopoden untersucht, da an ihnen die Erscheinungen so auffallend sind, daß sie

bereits im Altertum die Aufmerksamkeit der Laien und Naturforscher lebhaft auf sich zogen. Wer sich für diese historischen Studien über den Farbenwechsel interessiert, sei vor allem auf die Werke des ARISTOTELES (2), sowie auf die Zusammenfassung von VAN RYNBERK (65) in den Ergebnissen der Physiologie verwiesen. Die genauere Untersuchung des Farbenwechsels der Cephalopoden erfolgt zum ersten Male durch den neapolitanischen Forscher SANGIOVANNI (66), der bereits 1819 eine genauere Beschreibung des Vorganges gegeben hat, welcher durch eigene, Chromophoren genannte Organe bewirkt wird. Die farbigen Höcker haben die Fähigkeit, sich auszudehnen und zusammenzuziehen und behalten diese Bewegungen auch noch einige Zeit nach dem Tode bei. Während des Lebens sind die Höcker während der Ruhe des Tieres kaum sichtbar, dagegen erscheinen und verschwinden sie bei Reizung des Tieres mit einer unglaublichen Geschwindigkeit. Sie bilden Flecke, welche ihren Platz wellenartig verändern. SANGIOVANNI deutet den Farbenwechsel im Sinne der Schreckfarben DARWINS. In den folgenden Arbeiten SANGIOVANNIS (67, 68) kennt der Autor bereits den Einfluß des Nervensystems auf die Chromatophoren und beschreibt eine Verbindung der Chromatophoren mit einem weitmaschigen Nervennetz.

Wenige Jahre später wird der Farbenwechsel der Cephalopoden von DE LA FRENAYE (24) an *Loligo subulata* SAM. auf Grund makroskopischer Beobachtungen neuerdings beschrieben, wobei besonders hervorgehoben wird, daß die Lagerung der Pigmentflecken in der Haut eine konstante ist, daß sie niemals ganz verschwinden, sondern sich nur bis auf kleine Pünktchen zusammenziehen und bei ihrer Ausdehnung an der gleichen Stelle wiedererscheinen. Obwohl die Isolierung der einzelnen in der Cutis gelegenen Pigmentflecke nicht gelang, so konnte DE LA FRENAYE doch zeigen, daß auf Druck die kleinen punktförmigen Flecke sich expandierten wie am lebenden Tier. Er glaubt, daß das Farbenspiel im Leben durch Ausbreitung und Zusammenfließen des dunklen Saftes der Pigmentflecken bewirkt wird, wobei der zur Ausbreitung erforderliche Druck auf die Chromatophoren von der Hautmuskulatur ausgeübt wird. Das Blaßwerden der sterbenden Tiere war DE LA FRENAYE nicht entgangen. Auch C. G. CARUS (12) beschreibt den Farbenwechsel der Cephalopoden, ja er versucht sogar eine Erklärung für den Mechanismus des Farbenwechsels zu geben, indem er annimmt, das Hellwerden der Tiere beruhe darauf, daß durch Dehnung der Haut die einzelnen farbigen Punkte weiter auseinandergezogen werden, so daß das helle Muskelfleisch durchschimmert. Die dunkle Färbung kommt durch eine Kontraktion der Haut zustande. Durch Einschnitte in die Haut überzeugte sich CARUS davon, daß das Pigment nicht als gefärbter Saft in der Haut vorhanden ist. Das Irisieren und der Metallglanz werden auf die Wirkung des Schleimes der Hautoberfläche bezogen. Später folgt DELLE CHIAJE, der die verschiedenen Farben der Tiere auf eine einzige Art von Farbelementen, rote Kügelchen, zurückführt, die in ihren verschiedenen Ausbreitungszuständen verschiedene Farben infolge verschiedener Lichtbrechung zeigen. Von besonderer Bedeutung ist aber die Angabe DELLE CHIAJES (15), daß die Ausbreitung der Kügelchen durch radiäre Muskelfasern bewirkt wird, von denen je sechs an einer Chromophore sich ansetzen. Damit sind die wesentlichen Punkte für die Funktion der Chromatophoren bekannt geworden,

und die weitere Forschung beschäftigt sich seit den nunmehr folgenden Untersuchungen von Wagner (78) in erster Linie mit dem anatomischen Bau der rätselhaften Gebilde, die vor allem deshalb ein besonderes Interesse erlangten, da Wagner, auf den Arbeiten Schleidens und Schwanns fußend, den Chromatophoren Zellcharakter zusprach und sie direkt als „Farbzellen" bezeichnete. Trotz der vorwiegend anatomisch-histologischen Untersuchungen des Problems steht doch eine speziell physiologische Frage im Vordergrund des Interesses, nämlich der Mechanismus des Farbenwechsels, insbesondere die Frage, ob die Expansion der Chromatophore durch Muskelwirkung erfolge, oder ob es sich dabei um ein Phänomen handle, das dem Gebiete der einfachen Lebenserscheinungen der Zelle, amöboide Bewegung des Plasmas, zuzuschreiben ist. Kölliker (47), Harless (33), E. Brücke (10, 11) hatten sich ganz entschieden für die Deutung der Expansion als einer Folge der Kontraktion der an der Chromatophore ansetzenden Radiärfasern, welche Muskeln seien, ausgesprochen, und nun entbrennt der Streit um die histologische Natur der Radiärfasern, die von H. Müller (54, 55), Keferstein (44), Boll (9), Pouchet (62), Klemensiewicz (46), Solger (71), H. Rabl (63), Steinach (72) und C. Chun (16), um nur die Hauptvertreter der histologischen Forscher auf diesem Gebiete zu nennen, als Muskelzellen angesehen wurden. Ihnen schloß sich später auch Phisalix (58—61) an, obgleich er in seinen ersten Arbeiten (57) den muskulären Charakter der Radiärfasern leugnete, Anschauungen, wie sie namentlich von Wagner (78, 79) und C. Keller (45) auf deutscher Seite, von Blanchard (8), Girod (31), Joubin (43) auf Seite der Franzosen vertreten werden. Es ist ein hervorstechendes Symptom im Streite dieser Meinungen, daß sich die Gegner der muskulären Natur der Radiärfasern über die histologische Klassifikation dieser Gebilde keineswegs einigen konnten, die einen sprachen sich darüber überhaupt nicht aus, andere hielten sie für Bindegewebsfasern, z. B. Blanchard, Girod, endlich hielt Harting (34) sie für Nervenendorgane. Ja es fehlt sogar nicht an der Meinung, daß die Radiärfasern bei der embryonalen Zelle muskulöser, bei der ausgewachsenen Zelle aber bindegewebiger Natur seien, eine Meinung, die Joubin (43) allen Ernstes vertrat.

Wohl war man durch die Annahme von Muskelwirkung imstande, die Expansion der Chromatophore zu erklären, aber wie kommt die Retraktion zustande? Alle Forscher nehmen elastische Wirkungen der Umhüllung der Chromatophore an, und so kommt es, daß nun der von Boll (9) zuerst genauer beschriebenen Zellkrause eine eingehende Untersuchung zuteil wird, bis endlich H. Rabl (63) diese bei den verschiedenen Autoren immer wieder auftauchende „collerette" als nicht bestehend nachwies.

Seitdem Kölliker in seiner Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden (47) auch die Frage der Entwicklung der Pigmentzellen in Angriff genommen hatte, sind später zahlreiche Untersucher dem Altmeister auf diesem Gebiete gefolgt, Grenacher (32), Klemensiewicz (46), Phisalix (59) Joubin (43), H. Rabl (63) und Chun (16). Zunächst war es die Frage, ob die Pigmentzellen ektodermalen oder mesodermalen Ursprungs seien, welche den Streit der Meinungen lebhaft anfachte, bis von Phisalix (59) zuerst die Unhaltbarkeit der Anschauung dargetan wurde, daß die Pigmentzellen

ektodermalen Ursprungs seien. Eine andere noch immer nicht übereinstimmend beantwortete Frage ist die, ob die fertig ausgebildete Chromatophore ein einheitliches Gebilde sei, das aus einer einzigen Zellanlage hervorgegangen ist, wie CHUN (16) annimmt, oder ob es sich um eine Verschmelzung von aus verschiedenen Anlagen entstandener Gebilde handelt, wie PHISALIX (59) und besonders H. RABL (63) scharf betonen.

Obzwar der Einfluß des Nervensystems auf die Tätigkeit der Chromatophoren schon ARISTOTELES (2) bekannt war, denn er beschreibt Farbenänderungen der Cephalopoden infolge psychischer Affekte, und die Annahme eines willkürlichen Farbenwechsels von den meisten Autoren, so auch von KLEMENSIEWICZ (46), noch vertreten wird, so hat es doch nicht an, wenn auch nur vereinzelten Stimmen gefehlt, welche den nervösen Einfluß auf die Bewegungen der Chromatophoren gänzlich in Abrede stellen wollten, wie z. B. KELLER (45) und HARTING (34). Auch PELVET (56) ist hierher zu zählen, da er die Bewegungen der Chromatophoren rein passiv erfolgen läßt. Trotz dieser abweichenden Anschauungen hat man niemals ernstlich den Nerveneinfluß auf die Chromatophoren bezweifelt, weshalb das Streben der histologischen Forscher vor allem darauf gerichtet war, die Verbindung von Nerv und Chromatophore sicherzustellen. Obgleich bereits SANGIOVANNI (66—68) und andere Untersucher der früheren Zeit den Zusammenhang zwischen Nervenfaser und Chromatophore erkannt zu haben glaubten, so wurden doch immer neue histologische Untersuchungen nach dieser Richtung hin erforderlich, weil jedesmal der Nachfolger behauptete, die von dem Vorgänger als Nerven beschriebenen Gebilde seien alles andere nur keine Nerven gewesen. Ich nenne hier nur die Arbeiten von JOUBIN (43), SAMASSA (69), PHISALIX (58), SOLGER (71), RABL (63) sowie CHUN (16), F. B. HOFMANN (37—39). Gerade die Arbeiten der letztgenannten Forscher haben aber den histologischen Zusammenhang der Chromatophoren mit dem Nerven außer jeden Zweifel gestellt.

Sehr bald wurde, durch BRÜCKES Untersuchungen an *Chamaeleon* (11), sowie an *Octopus* (10) angeregt, der Weg der experimentellen Forschung beschritten, um genauere Kenntnisse über den Zusammenhang zwischen Chromatophoren und dem Nervensystem zu erlangen. So entdeckte PELVET (56) den Einfluß des Mantelnerven auf die Chromatophoren, obschon er ihn für einen indirekten, durch Vermittlung der Hautmuskeln herbeigeführten hielt. Später hat COLASANTI (18) den Einfluß der Armnerven auf die Chromatophoren der Arme festgestellt. Aber erst die ausgezeichneten experimentellen Arbeiten von FREDERICQ (23) und KLEMENSIEWICZ (46) verschafften uns eine eingehende Kenntnis vom Einfluß des Nervensystems, insbesondere führten sie zur Erkenntnis eigener koloratorischer Organe im Zentralnervensystem. Damit war eigentlich der Schlußstein des Gebäudes eingefügt worden, wenn auch durch die späteren Arbeiten von PHISALIX (58, 59) und STEINACH (72) sowie F. B. HOFMANN (37—41) und FUCHS (29) noch manche wertvolle Erweiterung unserer Kenntnisse herbeigeführt wurde.

Endlich sei noch eine Reihe experimenteller Arbeiten erwähnt, welche gleichfalls von KLEMENSIEWICZ (46) inauguriert wurde, nämlich das Studium der Einwirkung von verschiedenen Giften, wodurch man eine nähere Erkenntnis der Innervation sowie der Tätigkeit der

Chromatophoren erwartete. Am eingehendsten sind diese Fragen wohl von Krukenberg (49) untersucht worden, aber trotz der vielen mannigfaltig variierten Versuche konnten diese Versuche Krukenbergs nicht die erwünschte Klarheit schaffen, da sie vor allem eine Summe sich widersprechender Resultate aufwiesen. Schon der nächste Untersucher, Yung (81), hatte hinreichend Gelegenheit, auf die Widersprüche zwischen seinen und Krukenbergs Experimenten hinzuweisen. Erst in allerneuester Zeit sind diese Versuche durch die sehr sorgfältigen Untersuchungen F. B. Hofmanns (39, 41) auf eine feste Basis gestellt worden und haben wertvolle Ergebnisse gezeitigt.

Als ein besonderes Färbungselement wurden zuerst von Brücke (10, 11) eigentümliche farblose Gebilde, „die Flittern“, entdeckt, welche sowohl beim Farbenwechsel, namentlich beim Zustandekommen der irisierenden Farben und dem Metallglanz die wesentlichste Rolle spielen, indem sie als Interferenzkörper wirken.

Damit haben wir in großen Umrissen den allmählichen Entwicklungsgang sowie die Hauptprobleme der Forschung über die Chromatophoren der Cephalopoden skizziert und können nun mit der Analyse der Einzelfragen beginnen, wovon zuerst die Anatomie der Chromatophoren behandelt werden soll.

B. Anatomie.

Im allgemeinen liegt die Hauptmasse der Chromatophoren im Integument, wobei besonders die dorsale Seite des Mantels, des Kopfes und der Arme intensiv gefärbt erscheinen, aber sie fehlen auch an den ventralen Seiten dieser Gebilde nicht vollkommen, wie man schon bei oberflächlicher Betrachtung verschiedener Cephalopodenarten, ich nenne nur *Octopus*, *Eledone*, sehen kann.

An der dorsalen Mantelfläche zeigt sich auch am erwachsenen Tier eine gewisse symmetrische Anordnung der Zeichnung, indem sowohl bei *Sepia* als auch bei *Eledone* zwei große dunkle symmetrisch gelegene Flecke auffallen. Nach Chun (17) besteht die symmetrische Anordnung besonders am Kopfe, den Augen und der Flossenbasis. Viel deutlicher aber als an erwachsenen Tieren ist die symmetrische Anordnung der Chromatophoren an Embryonen, wie aus den Abbildungen Köllikers (47) sowie Grenachers (32) hervorgeht und worauf später Joubin (43) und ganz neuerdings Chun (17) besonders hingewiesen hat. Aber auch in inneren Organen kommen nicht selten Chromatophoren vor; so bemerkt Chun (17), daß sie auch den Eingeweidesack bei *Bolitaena* bekleiden und die Färbung auch auf die Innenfläche des Mantels übergreifen kann, so z. B. bei *Calliteuthis ocellata*, wo die Innenfläche des Mantels und die Kiemen purpurn gefärbt sind. Bei den intensiv rot gefärbten Tiefseecephalopoden kommen auch verästelte pigmentierte Bindegewebszellen vor, welche die von den eigentlichen Chromatophoren bedingte Färbung unterstützen. Es handelt sich offenbar bei diesen Zellen, die Chun (17) nicht zu den Chromatophoren zählt, um eine zweite Chromatophorengattung ohne eigenen Muskelapparat, wie sie bereits von Gegenbaur bei *Tiedemannia* beschrieben worden sind. Ferner habe ich, wie Klemensiewicz (46) u. a. vereinzelte Chromatophoren bei *Octopus* und *Eledone* sowohl in der Scheidewand des Mantels als auch im Tintenbeutel, sowie anderen inneren Organen gesehen. Nach den Untersuchungen Chuns (17) über die Cephalopoden der deutschen Tiefseeexpedition sind selbst bei jenen Cranchiiden, welche sich durch eine fast vollkommene Durchsichtigkeit auszeichnen, Chromatophoren vorhanden.

Gewöhnlich sind die Chromatophoren in der Cutis gelegen, wo sie vielfach eine tiefere und eine oberflächlichere Lage bilden (H. Rabl, 63; Chun,

16), während die Epidermis im allgemeinen frei von ihnen ist. Die Anordnung der Pigmentzellen in mehreren übereinander liegenden Lagen tritt namentlich dann hervor, wenn mehrere Arten verschieden gefärbter Chromatophoren vorhanden sind. Dann liegen die dunklen über den hellen, welche die Farbe des Grundes bilden, der bei Expansion der dunklen Chromatophoren mehr oder weniger verdeckt werden kann, worauf H. MÜLLER (55) zuerst eingehender hingewiesen hat.

Die Größe der Chromatophoren ist bei den verschiedenen Tierarten eine sehr verschiedene. Nach den sehr eingehenden Untersuchungen von RABL (63), sowie HOFMANN (40) besitzen *Loligo vulgaris* und *Loligo marmorae* die größten Chromatophoren. Bei *Sepiola Rondeleti* kommen nach RABL die größten Chromatophoren vor, die man überhaupt sehen kann. Jedem, der diese Cephalopodenarten aus eigener Anschauung kennt, ist es bekannt, daß gerade bei diesen Arten die einzelnen Chromatophoren schon mit freiem Auge sichtbar sind. Ferner besitzen nach KELLERS (45) Angaben sehr große Chromatophoren außer den genannten Species noch *Argonauta* und *Ommastrephes*. Kleiner und dichter stehend sind die Chromatophoren bei *Sepia*, am kleinsten und dichtesten gedrängt sind sie bei *Eledone* und *Octopus*, wobei letztere Art die kleinsten Chromatophoren besitzt, ja bei *Octopus rugosus* sollen nach KELLER die Chromatophoren besonders auffallend klein sein; nach JATTA (42) trifft man bei manchen pelagischen Formen die kleinsten und sehr wenige Chromatophoren, so z. B. bei *Doratopsis vermiculatus*, *Entomopsis Velaini*, *Cranchia* etc.

Die Gestalt und Größe ein und derselben Chromatophore wechselt je nach dem Expansions- oder Retraktionszustand, in welchem sich die beobachtete Zelle gerade befindet und wird von den verschiedenen Autoren etwas verschieden beschrieben. Schon WAGNER (78, 79) und HARLESS (33) sowie alle späteren Untersucher heben hervor, daß die vollkommen retrahierte (geballte) Zelle rund oder kugelig, bzw. oval ist, ja bei vollkommener Retraktion hat sich die Zelle zu einem kleinen punktförmigen Gebilde zusammengezogen. Je nach dem Grade der Expansion nimmt die Zelle eine mehr oder weniger gezackte polygonale Form an, die von bogenförmigen Konturen begrenzt wird. Bei stärkeren Ausbreitungszuständen treten Fortsätze auf, so daß sternförmige Zellen erscheinen, die bei den stärksten Expansionen dann in reichverzweigte baumförmig verästelte lange Fortsätze übergehen. Schon KLEMENSIEWICZ (46) hat hervorgehoben, daß die Form, welche eine bestimmte Chromatophore im Zustand der vollkommenen Expansion annimmt, stets dieselbe ist, wenn auch noch so häufig ein Wechsel von Expansion und Retraktion eintritt. Es handelt sich demnach um bestimmte anatomisch-physiologisch fixierte Formveränderungen und nicht um Aussendung von Pseudopodien nach Art der Amöben, worauf später nochmals zurückzukommen sein wird.

Die bei der Expansion auftretenden Vergrößerungen der Zellen sind sehr bedeutende. Während HARLESS (33) die Vergrößerung der expandierten Zelle auf das 2—3-fache der ruhenden angibt, wird von KLEMENSIEWICZ (46) bei embryonalen Zellen eine 5—10-fache, bei den erwachsenen Zellen eine 15—20-fache Vergrößerung angegeben. Aehnliche Werte gibt auch H. MÜLLER (55) für die Chromatophoren von *Loligopsis vermicularis* an, 10—15-fache Vergrößerung des Durchmessers. Der Besonderheit wegen sei noch erwähnt, daß nach SANGIOVANNIS (67) Beobachtungen die expandierten Farbenhöcker 64mal größer waren als die retrahierten.

Die Farbe der Chromatophoren ist bei den verschiedenen Cephalopodenarten sehr verschieden, sie umfaßt beinahe die ganze Skala von rot, gelb, braun bis violett, selbst blaue Chromatophoren werden erwähnt. Trotzdem die Cephalopoden einen sehr lebhaften Farbenwechsel haben, so besitzen doch die verschiedenen Arten eine charakteristische Hauptfarbe, die von JATTA (42) in seiner Monographie über die Cephalopoden des Golfes von Neapel ausführlich beschrieben werden. So ist z. B. *Scaeurgus tetracirrhus* orangegelb, *Eledone Aldrovandi* gelb-

braun, *Todarodes sagittatus* rotviolett, *Loligo vulgaris* karminrot usw. Ja, diese charakteristische Eigenfärbung ist so ausgesprochen, daß sogar bestimmte Farbenvarietäten, je nach dem Ort, wo sie leben, zur Beobachtung kommen. Im allgemeinen sind die pelagischen Formen weniger gefärbt als die Küstenformen. Dem scheint zunächst die oft lebhafte Färbung von *Loligo* zu widersprechen, aber *Loligo* ist für gewöhnlich ganz blaß und zeigt nur bei Reizung sein Farbenspiel und außerdem sind *Loligo*, *Illex*, *Todarodes* keine vollkommen pelagischen Tiere, denn sie nähern sich zu Zeiten der Küste oder steigen auf den Meeresgrund hinab.

Fast alle Forscher, welche sich mit dem Studium des Farbenwechsels der Cephalopoden beschäftigt haben, konnten konstatieren, daß meistens an einem Tier zweierlei oder dreierlei verschieden gefärbte Chromatophoren vorkommen. Je nach dem Expansions- oder Retraktionszustand ändert sich die Nuance der Farbe. Bereits Sangiovanni (66) hatte verschieden gefärbte Zellen angenommen, aber ihm gegenüber behauptete Delle Chiaje (15), daß alle Chromatophoren rot seien. Wagner (78, 79), einer der ersten Beobachter, beschreibt bei *Octopus vulgaris* bereits zweierlei Pigmentzellen, rostbraune, die im retrahierten Zustand schwarz sind, ferner gelbe, weniger bewegliche Zellen, die je nach dem Retraktionsstadium der Zellen bald ein helleres oder dunkleres Gelb aufweisen. Die gleichen Angaben macht auch Boll (9) für *Octopus vulgaris* und *macropus*. Dagegen sollen *Sepia* und *Sepiola* nach den Angaben Bolls nur eine einzige Chromatophorenart besitzen, nämlich dunkle, bei Retraktion schwarz gefärbte, welche im Ausbreitungszustand rostbraun sind. Hofmann (38) weist besonders darauf hin, daß Boll bei *Sepia* die stets vorhandenen hellgelben Chromatophoren übersehen hat. *Loligo* weist dreierlei verschieden gefärbte Chromatophoren auf, welche im expandierten Zustande hellgelb, hellviolett und rostbraun sind. Bei Retraktion erscheinen die beiden letzteren schwarz, die ersteren dunkler gelb. Besonders hervorgehoben muß werden, daß die Farbe der Chromatophoren in den verschiedenen Entwicklungsstadien eine verschiedene ist, worauf Grenacher (32) zuerst hingewiesen hat. Seine Beobachtungen wurden von Klemensiewicz (46), Phisalix (59), Rabl (63) u. a. bestätigt. So sind nach Klemensiewicz die Chromatophoren der *Loligo*-Embryonen rot, während sie im ausgewachsenen Tier violett gefärbt sind. Bereits Wagner (79) macht darauf aufmerksam, daß bei expandierten Chromatophoren die zackigen Ränder immer schwächer gefärbt sind als die mittleren Teile, eine Tatsache, die auch von Jatta (42) besonders hervorgehoben wird. Diese Erscheinung kann wohl nur so gedeutet werden, daß in den Randpartien die Farbstoffschicht eine dünnere ist.

Der in den Zellen angehäufte Farbstoff besteht aus verschieden großen Körnchen, welche in eine hyaline Grundsubstanz eingebettet sind. Die zuerst von Cuvier (19) ausgesprochene Meinung, daß der Farbstoff der Cephalopodenhaut ein roter Saft wäre, der seinen Platz unter der Oberhaut wechsle, ist in etwas modifizierter Form von de la Frenaye (24) und später von Milne-Edwards (53) vertreten worden, indem dieser die Pigmentzellen der Cephalopoden für Säckchen hielt, die mit einer farbigen Flüssigkeit erfüllt sein sollten. Aber bereits Carus (12) hebt ausdrücklich hervor, daß sich in der Haut auf Schnitten kein farbiger Saft zeigt, und Wagner (78) beschreibt die Pigmentkörnchen, deren Existenz von allen späteren Autoren bestätigt wurde. Boll (9) erwähnt ausdrücklich, daß farblose Körnchen in den Chromatophoren nicht vorkommen, doch scheint die Flüssigkeit, in welcher die Pigmentkörnchen suspendiert sind, einen Teil des Farbstoffes in Lösung zu enthalten, aber die Flüssigkeit ist stets sehr viel schwächer gefärbt als die Körnchen. Wenn auch die Existenz gelöster Farbstoffe nicht absolut in Abrede gestellt werden kann, so scheint es doch sehr wahrscheinlich, daß die Beobachtung Bolls durch die Konservierungsmethoden bedingt ist, da hierdurch leicht eine geringe Menge des körnigen Farbstoffes gelöst worden sein könnte. Dagegen ist nach

Pouchets (62) Untersuchungen der bei Embryonen vorhandene rote Farbstoff der Chromatophoren zum Teil gekörnt, zum Teil gelöst, der aber später einem braunen gekörnten Farbstoff Platz macht. Ueber das Substrat, in dem sich die Körnchen befinden, liegt nur eine genauere Angabe von Brücke (10) vor, indem er es bei *Octopus* als eine gerinnbare Masse bezeichnet; solange die Reizbarkeit der Zellen erhalten ist, sind die Körnchen gleichmäßig in ihr verteilt, längere Zeit nach dem Tode sammeln sie sich in einzelnen größeren oder kleineren Gruppen an als Folge der postmortalen Gerinnung.

Die genauere Untersuchung der Pigmentverteilung innerhalb der Zelle hat aber ergeben, daß sie keineswegs eine gleichmäßige ist, so daß Steinach (72) gerade auf Grund dieser Erscheinung annimmt, daß selbst in der ruhenden Zelle Pigmentströmungen vorhanden sein müssen, indem der Farbstoff bald mehr im Zentrum, bald mehr in der Peripherie gelegen ist, oder ganz unregelmäßig verteilt erscheint. Ja, er kann sogar in mehreren Zentren angehäuft sein. Aber schon Harless (33) erwähnt, daß der Farbstoff nicht immer die ganze Zelle erfüllt, sondern daß er oft in Form eines Ringes gruppiert ist, welche Anordnung vielfach als Zellkern gedeutet worden ist. Auch Pouchet hat bereits früher darauf hingewiesen, daß das Pigment in der Peripherie der Zelle fehlt. Am genauesten hat Rabl (63) die Pigmentverteilung in der Zelle studiert, und er unterscheidet danach zweierlei Arten von Pigmentzellen, die bläschenförmigen und die kompakten. Bei den ersteren liegt das Pigment peripher und umschließt einen inneren Hohlraum, während bei den kompakten Zellen der Hohlraum fehlt, da er von zu Klumpen geballten Pigmentmassen erfüllt ist, die voneinander durch kleinere leere Spalträume getrennt sind. Die bläschenförmigen Zellen sieht Rabl als die Jugendstadien der kompakten an, aber in noch jüngeren Stadien sind auch die bläschenförmigen Zellen kompakt. Die Pigmentkörnchen sind nach Beobachtungen an *Eledone* zuerst farblos und noch nicht in Kugeln geformt, erst später bilden die Körnchen Kugeln von 1 μ Durchmesser. Ihre Farbe ist zuerst gelb, dann dunkelbraun. Bei Retraktion der Zelle zieht sich das Pigment häufig von der Zellhaut zurück, nur in der Zone der Aequatorialebene, in welcher sich die Radiärfasern ansetzen, bleibt das Pigment der Membran stets auf das Engste angelagert. Hier muß der Zusammenhang zwischen dem Pigment und der Zellhaut ein außerordentlich fester sein. Im Gegensatz zu dem soeben beschriebenen Verhalten des Pigmentes bei *Eledone* zeigen die Pigmentzellen von *Octopus* selbst bei stärkster Pigmentretraktion kein Abheben des Pigmentes von der Zellmembran, so daß hier überall die feste Verbindung zwischen beiden besteht. Bei *Loligo* liegen in der Mitte der Zelle kompakte Pigmentklumpen. Zwischen dem Pigment und der gefalteten Zellmembran der retrahierten Zelle kommt ein spaltförmiger Hohlraum zum Vorschein. Bei der expandierten Zelle sind die einzelnen Pigmentkörner sehr deutlich unterscheidbar, wie bereits Harless (33) beobachtet hat.

Dieser Autor hat auch zuerst chemische Einwirkungen auf das Pigment untersucht und gefunden, daß Aether, Essigsäure und verdünnte Salzsäure den Farbstoff nicht verändern; dagegen löst Kalilauge den Farbstoff auf, ohne anfangs die Körperchen, an welche der Farbstoff gebunden ist, zu zerstören; sie tut es erst bei langdauernder Einwirkung. Verdünnte Salpetersäure entfärbt nach Klemensiewicz (46) den Pigmentkörper.

Die Pigmentzellen stellen nach der Auffassung der meisten Autoren bläschenförmige Gebilde (Rabl, 63) oder runde Säckchen (Steinach, 72) dar, welche die Pigmentkörnchen enthalten. Es sind kompliziert gebaute Gebilde, die mit eigenen Muskeln, den Radiärfasern, versehen sind. Die Chromatophoren liegen in einem nach Klemensiewicz (46) strukturlosen Hohlraum, der von einer Flüssigkeit erfüllt ist und durch eine dichte Lage von Bindegewebe scharf von der Umgebung abgegrenzt erscheint. Auch an Alkoholpräparaten erscheint um die Zelle ein Hof,

dessen Kontour dem der Zelle parallel läuft. Auch Phisalix (61) beschreibt um die Chromatophore einen strukturlosen Hohlraum; diese Angaben über die Chromatophorenhöhle wurden von Rabl an *Sepiola* und *Loligo* bestätigt.

Da die Chromatophoren der Cephalopoden sehr kompliziert gebaute Gebilde sind, so haben sich die Forscher vielfach die Frage vorgelegt, ob es sich hier um einzellige oder mehrzellige Gebilde handelt, oder mit anderen Worten, ob die Chromatophore als eine Zelle oder ein Organ anzusehen ist. Für die einzellige Natur der ganzen Chromatophore hat sich sehr entschieden Chun (16) ausgesprochen, der auf Grund seiner Untersuchungen an *Bolitaena* sogar die Muskeln der Radiärfaser aus der primären Anlage der Chromatophore entstehen läßt, ohne daß neue Zellen hinzutreten. Die meisten Autoren sehen aber die Chromatophoren als zusammengesetzte Organe an, wie bereits Harless (33) es getan hat. Boll (9) nimmt eine Zusammensetzung aus mehreren Zellen an, weil mehrere Kerne vorhanden sind, oder zum mindesten sind die Chromatophoren aus mehreren Zellen hervorgegangen, eine Ansicht, die auch von Phisalix (59) vertreten wird, nach dessen Auffassung es sich um Gebilde handelt, die aus Hohlräumen hervorgegangen sind, welche sich nachträglich mit Zellen erfüllen, die der Pigmentdegeneration anheimfallen.



Fig. 4. Chromatophore von *Eledone moschata* (Querschnitt). *M.* Zellmembran, *Chr.K.* Kern der Chromatophore, *R.K.* Kern der Radiärfaser. (Nach Rabl.)

Die Entstehung der Chromatophoren durch pathologische Prozesse, Degeneration, läßt sich nicht aufrecht erhalten. Man wird vielmehr der Meinung Rabls (63) sich anschließen, daß es sich um eine einzige Zelle handelt, deren Bewegungsapparat erst sekundär mit der Zelle verschmolzen ist. Eine besondere und kaum zu beweisende Auffassung über die Genese der Chromatophoren hat Siemenz (zitiert nach Solger, 71) vertreten, der die Chromatophoren in einen genetischen Zusammenhang mit den Farbstoffdrüsen der Mollusken bringt.

Von den einzelnen Teilen der Chromatophore ist insbesondere der Zellkern und die Zellmembran des Pigmentkörpers Gegenstand einer langen Reihe von Untersuchungen geworden. Die Frage der Existenz eines Zellkernes ist von allen Autoren, von Wagner (78, 79) angefangen bis zu den Untersuchungen von Klemensiewicz (46), Phisalix (59), Rabl (73) und Chun (16) bejaht worden, nur Harless (33) hat die Existenz von Zellkernen vollkommen in Abrede gestellt. Schon H. Müller (55) macht darauf aufmerksam, daß alle Chromatophoren einen, und zwar nur einen Kern haben, daß er aber bei den verschiedenen Species nicht

gleich gut zu sehen sei. Am besten zu finden ist er bei den kleinen Pigmentzellen von *Octopus*, *Eledone*, *Sepia* und auch bei *Sepiola*, am schwersten bei *Loligo*. Boll (9) beobachtete innerhalb der Pigmentmasse bei *Eledone* und *Octopus* stets einen Kern, der bei der expandierten Chromatophore leichter zu sehen ist als bei der retrahierten, und der auf Essigsäurezusatz noch deutlicher hervortritt. Auch bei *Sepia* und *Sepiola*, ja selbst bei kleinen Zellen von *Loligo* wurden Kerne beobachtet. Keller (15) beschreibt Kerne in den Chromatophoren von *Argonauta*, *Sepia*, *Sepiola*, *Loligo*, *Octopus* und *Eledone*, hebt aber ausdrücklich hervor, daß an älteren Exemplaren die Kerne nicht mehr zu sehen sind, ebensowenig lassen sie sich an retrahierten Chromatophoren erkennen, weil der Kern vom Pigment verdeckt wird; dagegen ist er im expandierten Zustand der Zelle sichtbar. Klemensiewicz (46) hat zur Darstellung des Zellkernes den Pigmentkörper durch Einwirkung verdünnter Salpetersäure entfärbt und fand stets Zellkerne, dagegen sind an Hämatoxylinpräparaten die in der Pigmentmasse liegenden Kerne nicht deutlich zu sehen. Embryonale Pigmentzellen enthalten immer Kerne, was von Phisalix (59) bestätigt wird. Am sorgfältigsten ist das Verhalten der Kerne von Rabl (63) studiert worden, der bei allen jugendlichen Zellen Kerne fand. In den Chromatophoren von *Eledone* liegt zwischen den Pigmentklumpen der Zellkern, der sich in seinem färberischen Verhalten von gewöhnlichen Zellkernen deutlich unterscheidet. Er färbt sich nicht mit Eisenhämatoxylin, noch mit Hämalaun, sondern mit Eosin, wodurch das spärliche Kerngerüst und der elliptische große Nucleolus dunkelrot gefärbt wird. In den bläschenförmigen Zellen ist der Kern kleiner, peripher gelegen und zeigt ein normales Verhalten gegen Kernfarbstoffe. Bei *Octopus* sind die Kerne in den Pigmentkörpern leicht nachweisbar, sie sind kleiner als bei *Eledone*. Der große Nucleolus färbt sich mit Hämatoxylin-Eosin leicht rot. Auch bei *Loligo* sind Kerne immer vorhanden, aber nicht immer leicht nachzuweisen, ebenso bei *Sepiola*, wo die Kerne kleiner sind als bei *Loligo* und namentlich in der expandierten Zelle schwer zu finden sind.

Sehr viel komplizierter und unklarer sind die Anschauungen der Autoren über jenen Teil der Chromatophore, der als Zellmembran, zellige Hülle, Zellkranz, collerette festonée von den einzelnen Autoren beschrieben worden ist, zumal auch die den Originalabhandlungen beigegebenen Abbildungen uns oft kein anschauliches Bild von diesen Gebilden geben. Die einfachste Anschauung vertrat Kölliker (47), der die Pigmentzellen als membranlose Zellen beschreibt, was von Klemensiewicz (46) für die embryonalen Zellen bestätigt wird. In neuester Zeit hat sich auch Chun (16) zu einer ähnlichen Auffassung bekannt. Schon Wagner (78) nimmt eine elastische Membran an, welche die Pigmentkörnchen umschließt, von der Harless (33) annimmt, daß sie einen kontraktilen Sack darstelle, welcher aus einer Summe miteinander verschmolzener Zellen hervorgegangen ist, deren Kerne erhalten geblieben sind, also nach unseren gegenwärtigen Anschauungen als Syncytium zu bezeichnen wäre. Diese Existenz einer einfachen elastischen Zellmembran wurde auch von Brücke (10) und Keferstein (44) angenommen. Kompliziert wurde die ganze Frage erst, als Boll (9) sowohl an frischen, als auch mit Essigsäure oder Oxalsäure behandelten Präparaten um den Pigmentkörper herum eine Lage protoplasmareicher, nicht immer deutlich konturierter Zellen beschrieb, deren Kerne unregelmäßig gelagert sind. Diese Zellen bezeichnet Boll als „epithelartigen Kranz", von welchem an der expandierten Chromatophore nichts mehr zu erkennen ist. Die Beobachtung der Chromatophoren zeigt, daß der in der Ruhe vorhandene Zellring bei der Expansion den konischen Anschwellungen an den Insertionsstellen der Muskelfasern entspricht. Stets wird die Wand der Chromatophore von den konischen Enden der Muskelfasern gebildet, welche aber die Chromatophore nur am Rande begrenzen, weshalb die Chromatophore an ihrer oberen und unteren Fläche eine eigene Wand haben muß, in Form eines Häutchens, dessen Existenz sich manchmal durch Falten und Kniffe verrät. Ob ein die Chromatophore allseitig umschließendes

Häutchen vorhanden ist, wagt Boll nicht zu entscheiden. Warum Boll nach dieser Darlegung der Verhältnisse die Existenz eines eigenen epithelartigen Kranzes nicht rundweg ablehnt, ist eigentlich ganz unverständlich, jedenfalls kann man aus Bolls eigenen Worten schließen, daß er an die Existenz eines Zellkranzes als morphologisches Sondergebilde geglaubt hat. Eine helle Zone, welche die Chromatophore umgibt, hat Keller (45) als Bollschen Zellkranz gedeutet, außerdem spricht er noch von einer strukturlosen Membran, die manchmal Falten zeigt. Auch Klemensiewicz (46) beschreibt die „zellige Hülle“, welche den Pigmentkörper allseitig umkleidet, sehr ausführlich; im Gegensatz zu Boll (9) handelt es sich aber nicht nur um einen Zellkranz, sondern die zellige Hülle ist die einzige Umgrenzung des Pigmentkörpers, so daß die von Boll angenommene Membran für die Ober- und Unterseite der Chromatophore von Klemensiewicz (46) als nicht existierend angesehen wird. Nach Behandlung der Präparate mit Salpetersäure liegt um den Pigmentkörper die granulierte zellige Hülle, bei Goldchloridpräparaten als palisadenförmige, gegen die Peripherie abgerundete Zellen, in welche die Radiärfasern übergehen, so daß deren an den Pigmentkörper angrenzenden verbreiterten Basalteile nicht zu sehen sind, weil sie von den Elementen der zelligen Hülle verdeckt werden. Eine Darstellung von isolierten Elementen der zelligen Hülle gelang Klemensiewicz nicht. Ganz übereinstimmend mit Boll berichtet auch Klemensiewicz, daß die Breite der zelligen Hülle mit der Stärke der Expansion der Chromatophoren abnimmt, und bei vollständiger Expansion ist sie nicht mehr zu sehen. Auch an embryonalen Chromatophoren beschreibt Klemensiewicz die zellige Hülle als selbständiges histologisches Gebilde. Obgleich Phisalix (59) dem Pigmentkörper eine eigene Umhüllungsmembran zuerkennt, so beschreibt er noch eine gesonderte gefaltete Krause (collerette festonée), welche den Pigmentkörper wie ein Epithelkranz umgibt. Um diese gefaltete Krause zieht ein fibrilläres Netzwerk von zirkulären und radiären Fasern. Ganz in Uebereinstimmung mit den Angaben der früheren Autoren hebt Phisalix hervor, daß die collerette an expandierten Zellen nicht sichtbar ist. Erwähnenswert ist noch, daß sich die collerette mit Pikrinsäure gelb färbt, aber trotzdem hält Phisalix an der Existenz eines eigenen nicht muskulösen Gebildes fest, dem er nur elastische Eigenschaften zuerkennt. Als letzter Autor in dieser Reihe hat endlich Solger (71) die zellige Hülle beschrieben und abgebildet, nur sind es bei ihm „blasige“ Zellen, im übrigen stimmt er aber mit Phisalix überein; außerdem erkennt Solger den Pigmentzellen eine eigene elastische Hülle zu, die von einem Netzwerk umgeben wird; er nennt sie „Zellkapsel“. Sie haftet der Chromatophore und deren Muskeln fest an.

Im Gegensatz zu Boll (9) und Klemensiewicz (46) hatte bereits Girod (31) den Zellkranz und die zellige Hülle der genannten Autoren als nicht existierend bezeichnet und der Chromatophore einzig und allein eine einfache Zellmembran zuerkannt. Da aber die bestimmten Angaben von Phisalix und Solger Girods' Meinung vollkommen zu widerlegen schienen, so muß es als ein großes Verdienst Rabls (63) anerkannt werden, daß er endgültig mit diesen unhaltbaren Dingen aufräumte und sie in das große Reich histologischer Täuschungen verwies. Nach Rabls Untersuchungen ist der Zellkranz von Boll nichts anderes als die basalen kernhaltigen Teile der Radiärfasern, mit denen aber die zellige Hülle von Klemensiewicz nicht identisch zu sein scheint. Nach Rabls Untersuchungen wird der Pigmentkörper bei *Eledone* von einer sich mit Eosin rot färbenden Haut begrenzt, die eine einfache Zellmembran ist, an deren Außenseite heften sich die Radiärfasern an. Da sich bei der Retraktion der Zelle häufig das Pigment von der Zellhaut zurückzieht, so kann sie in der Flächenansicht leicht gefaltet und mit Leisten versehen erscheinen. Eine besondere bindegewebige Hülle, wie sie bei *Sepiola* und *Loligo* vorhanden ist, existiert bei *Eledone* nicht. Bei *Loligo* ist die Zellmembran an expandierten Chromatophoren nur schwer zu er-

kennen, dagegen ist sie auffallend deutlich gefaltet an retrahierten Zellen und hat wohl deshalb zur Beschreibung einer collerette festonée geführt. Die Membran selbst ist kernlos, und die von anderen Autoren in ihr gesehenen Kerne gehören anliegenden Bindegewebszellen an. Bei *Sepiola* liegt die Zellmembran dem Pigmentkörper an den Ansatzstellen der Radiärfasern dicht an, während sie im übrigen einen weiten Sack um die retrahierte Chromatophore bildet. Die Membran färbt sich mit Pikrofuchsin gelb und umschließt den Pigmentkörper allseitig. Auf Grund seiner mikroskopischen Präparate bestreitet STEINACH (72) die Existenz der von RABL angenommenen Zellmembran, zumal sie auch bei sich entwickelnden Chromatophoren des erwachsenen Tieres von STEINACH nicht gesehen wurde. Die Radiärmuskeln und die Chromatophorensubstanz gehen ohne jede Grenze ineinander über, dagegen

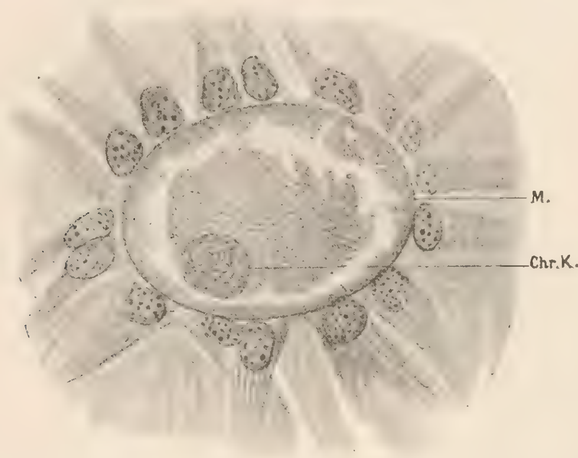


Fig. 5. *Eledone moschata.* Ganz junge Chromatophore (Querschnitt). *M.* Zellmembran, *Chr.K.* Kern der Chromatophore. (Nach RABL.)

st die obere und untere Fläche der Chromatophore (d. h. des Pigmentkörpers) von einer manchmal vom Pigment abgehobenen Membran bekleidet. Die Radiärfasern umfassen mit ihren konischen Enden den äquatorialen Rand der Pigmentplatte und treten, nach oben und unten übergreifend, mit der erwähnten Hüllenmembran in Verbindung. Man kann wohl in dieser Meinung keinen prinzipiellen Widerspruch gegen die Existenz der RABLschen Zellmembran erblicken, da ja STEINACH selbst oben und unten vom Pigmentkörper eine der RABLschen ganz analoge Membran beschreibt. Die Differenz der Meinungen wird aber um so kleiner, als RABL selbst hervorhebt, daß an der Insertionsstelle der Radiärfasern die Zellmembran schwer sichtbar ist, insbesondere bei *Sepiola*, und STEINACH seine Anschauung wohl vorwiegend auf Präparate von *Sepiola* stützt, wenigstens bildet er gerade hierfür seinen Befund bei *Sepiola* ab. Endlich wird von CHUN (16) die Existenz jeglicher Zellmembran, auch als Ansatzmembran der Radiärmuskeln, in Abrede gestellt, und er hält die von RABL beschriebene Membran für eine Täuschung. Da CHUN sich zu diesem Urteil nur auf Präparate von *Bolitaena* stützt, so kann eine solche Verallgemeinerung dieser Beobachtungen CHUNs doch nur mit einem gewissen Vorbehalt verzeichnet werden.

An den Pigmentkörper setzen sich die Radiärfasern an, über deren histologische Deutung lange Zeit die Meinungen geteilt waren. Als ihr Entdecker muß DELLE CHIAJE (15) gelten, der 6—12 Radiärfasern an jeder Chromatophore beschreibt,

sie für Muskeln ansieht, durch deren Kontraktion die Expansion der Chromatophore bewirkt wird. Aber dieser Meinung wurde sehr energisch von Keller (45) widersprochen, der ihre Existenz bei vielen Arten in Abrede stellte, und da, wo Radiärfasern vorhanden seien, z. B. bei *Argonauta*, *Sepiola* und *Loligo* sie für Zellfortsätze ansieht, die im Bindegewebe der Haut sich verlieren. Harting (34) dagegen hält die Radiärfaser für Nervenendigungen, während Blanchard (8), Girod (31) und auch Phisalix (57) wenigstens in seiner ersten Mitteilung über die Chromatophoren die Radiärfasern für Bindegewebe halten. Später hat allerdings Phisalix (59) diese Meinung verlassen und beschreibt die Radiärfasern ausdrücklich als Muskelfasern, die sich nicht von den Fasern des Mantelmuskels unterscheiden. Eine besondere Stellung nehmen nach den Untersuchungen von Samassa (69) die Radiärfasern von *Scaeurgus tetracirrus* ein, deren Zahl gering ist. Sie sind an den Ansatzstellen am Pigmentkörper nicht verbreitert, sondern dünn und haben Aehnlichkeit mit Bindegewebszellen. Bei den übrigen Cephalopoden sind aber die Radiärfasern nach Samassa zweifellos Muskeln. Auch v. Uexküll (74) hält die Radiärfasern für Bindegewebe. Er stützt seine Anschauung aber keineswegs auf histologische Untersuchungen, sondern nur darauf, daß es ihm nie gelungen sei, experimentell isolierte Expansionen der Chromatophoren durch unipolare elektrische Reizung hervorzurufen, sondern stets waren die Formveränderungen der Chromatophoren von Kontraktionen des Hautmuskels begleitet, so daß v. Uexküll ihnen jede aktive Beweglichkeit abspricht und die Radiärmuskeln für Bindegewebe, zum mindesten nicht für Muskelgewebe erklärt. Sowohl vor den v. Uexküllschen Versuchen, als auch nachher, ich nenne hier nur die Untersuchungen von Steinach (72) war einwandfrei festgestellt worden, daß isolierte Chromatophorenbewegungen ohne Hautkontraktionen häufig spontan vorkommen und auch experimentell erzeugt werden können, womit die vollkommene Haltlosigkeit der v. Uexküllschen Behauptungen dargetan wird.

Die größere Anzahl der Forscher, deren Namen bereits früher erwähnt wurden, hat die Radiärfasern immer für Muskeln gehalten, und heute ist die muskuläre Natur dieser Gebilde über jeden Zweifel erhaben. Die erste genauere Beschreibung der Radiärfasern verdanken wir Harless (33), der 4—8 kontraktile Fasern direkt an jeder Chromatophore ansetzen läßt, wo sie miteinander verschmelzen. Manchmal teilen sie sich noch kurz vor ihrer Verschmelzung mit der Chromatophorenhülle. Häufig sind 6—10 Chromatophoren miteinander durch Muskelfasern verbunden, wodurch die gleichzeitige Tätigkeit größerer Chromatophorengruppen erklärt wird. An der Insertionsstelle zeigen die Radiärfasern eine Anschwellung, welche bei deren Kontraktion sehr beträchtlich sich vergrößert; überdies treten an den Fasern während der Kontraktion „konvulsivische Oscillationen“ ein. H. Müller (54) erweitert unsere Kenntnisse von den Radiärfasern dadurch, daß er ihren Kern beschreibt. Die folgenden Untersuchungen Bolls (9) bestätigen nur diese Angaben, ohne etwas prinzipiell Neues über die Radiärfasern zu enthalten. Pouchet (62) erwähnt zuerst den fibrillären Bau der Radiärfasern, wodurch sie ein gestreiftes Aussehen erhalten. Den basalen Kernen der früheren Autoren spricht er aber jede Beziehung zur Radiärfaser ab, weil er diese Kerne wegen ihrer runden Gestalt als verschieden von den stäbchenförmigen Kernen der Muskelfasern ansieht. Die muskulöse Natur der Radiärfasern ist dadurch erwiesen, daß sie sich auf elektrische Reize verkürzen. Die weiteren Untersuchungen von Klemensiewicz (46), Phisalix (58—61), Solger (71), Steinach (72), Rabl (63) und Chun (16) haben aber zweifellos dargetan, daß der in den basalen Ansätzen der Radiärfasern zu beobachtende Kern diesen Fasern selbst angehört und als Kern der glatten Muskelfasern anzusehen ist. Da nach Angaben von Phisalix (59) bei *Sepiola* jede Radiärfaser aus mehreren nebeneinander liegenden Muskelfasern

zusammengesetzt ist, so treten bei dieser Cephalopodenart mehrere Kerne an der Basis jeder Radiärfaser auf.

Auch die fibrilläre Struktur der Radiärfasern wurde von den späteren Untersuchern, wie KLEMENSIEWICZ (46), SAMASSA (69), welcher gerade, nicht geschlängelte Streifung beschreibt, STEINACH (72), der die Streifung bis in den basalen Teil der Zellen verfolgt hat, RABL (63) und HOFMANN (37), beobachtet. RABL hat die fibrilläre Anordnung der Radiärfasern bei verschiedenen Cephalopodenarten sehr eingehend studiert, weshalb seine Befunde ausführlicher mitgeteilt werden sollen. Bei *Eledone* ist die Längsstreifung, welche auf den fibrillären Bau hinweist, deutlich zu sehen, manchmal sind ganze Fibrillenbündel zu beobachten, dagegen ist bei *Octopus* eine Zusammensetzung der Radiärmuskeln aus Fibrillen nicht nachweisbar, desgleichen war an den mächtig entwickelten Radiärfasern von *Loligo* eine deutliche Längsstreifung nicht mit Bestimmtheit nachzuweisen. Bei *Sepia* hingegen ist die fibrilläre Struktur zuweilen ausgezeichnet zu beobachten, ferner ist sie bei *Sepiola* sehr deutlich. Nur PHISALIX (59) glaubte, daß eine Pseudostreifung durch zentral eingelagerte Protoplasmagranula vorliege, ihm scheint sich auch SOLGER (71) angeschlossen zu haben, wenigstens kann man seine widerspruchslose Anführung des PHISALIXschen Zitates so auffassen, zumal SOLGER selbst keinen fibrillären Bau der Radiärfasern beschreibt. Aber die Auffassung PHISALIX ist durch die Beobachtungen von STEINACH (72), RABL (63) und HOFMANN (37) genügend widerlegt.

Von KLEMENSIEWICZ (46) wurde zuerst darauf hingewiesen, daß jede Radiärfaser eine doppelte Kontur zeige. SOLGER (71) fand dann, daß die Protoplasmamasse der Radiärfasern von einer stark lichtbrechenden homogenen Wandschicht umgeben wird, welche frei ist von den im zentralen Teil des Protoplasmas eingelagerten Granulis. Diese Gliederung der Radiärmuskeln in Randsubstanz und Achsenplasma ist nach BALLOWITZ (4) bei den Cephalopoden bereits seit MÜLLER und LEYDIG bekannt. Auch RABL (63) erwähnt den doppelten Kontur, indem ein grobkörniger Inhalt (Sarkoplasma) von einer kontraktilen Randschicht umschlossen wird. Außerdem beschreibt er noch eine mit Fuchsin sich rot färbende bindegewebige Umhüllung, welche als feiner Kontur zu sehen ist.

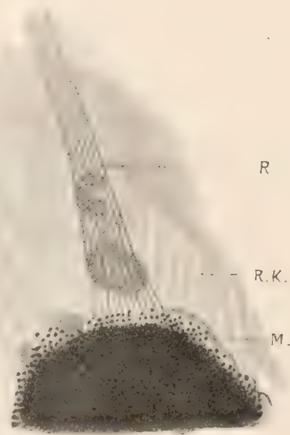


Fig. 6. *Sepia officinalis.* Ansatzstück einer Radiärfaser an die Chromatophore. *R.* Radiärfaser, *R.K.* Kern der Radiärfaser, *M.* Zellmembran der Chromatophore. (Nach RABL.)

Bezüglich der Anastomosen und Verzweigungen der Radiärfasern herrscht auch heute noch keine vollständige Einigkeit aller Forscher. Seit HARLESS (33) wurde, wie bereits erwähnt, von BOLL u. a. angegeben, daß mehrere Chromatophoren durch ihre Muskelfasern miteinander verbunden sein sollen. PHISALIX (59) erwähnt, daß die basalen Teile benachbarter Radiärfasern miteinander anastomosieren, so daß sie einen einheitlichen Bewegungsapparat bilden, was auch von SOLGER (71) angegeben wird. Am anderen Ende verdünnt sich der Muskel, teilt sich in Fibrillen, welche im Bindegewebe endigen, oder mit ähnlichen Fibrillen anderer Chromatophoren anastomosieren. Nach RABL (63) spaltet sich die Radiärfaser in einiger Entfernung von der Chromatophore in zwei oder mehrere dünne Teile, die sich allmählich verschmälern und spitz zulaufend im Gewebe der Haut endigen. BOLLS (9)

Angabe, daß benachbarte Chromatophoren mehrere Fasern gemeinsam haben, konnte nicht mit Sicherheit bestätigt werden. Auch Steinach (72) hat die Verbindung der breiten konischen Basalteile benachbarter Radiärfasern beschrieben, so daß um den Aequator der Zelle eine zusammenhängende Muskelzone entsteht, die auf die obere und untere Fläche der Zelle übergreift. An ihren peripheren Enden verästeln sie sich und lösen sich in Fibrillen auf, welche in der bindegewebigen Umgebung verschwinden, manchmal aber einen Uebergang in die Hautmuskelfasern zeigen. Steinach nimmt sogar eine sehr innige Beziehung zwischen Hautmuskeln und Radiärfasern an, so daß ein Uebergreifen der Erregung von der Haut auf die Chromatophoren möglich ist. Auch geteilte Radiärfasern beschreibt Steinach, deren einer Ast zu einer benachbarten Chromatophore zieht, während der zweite Ast in der Haut endigt, außerdem erwähnt er Verbindungen der Radiär-

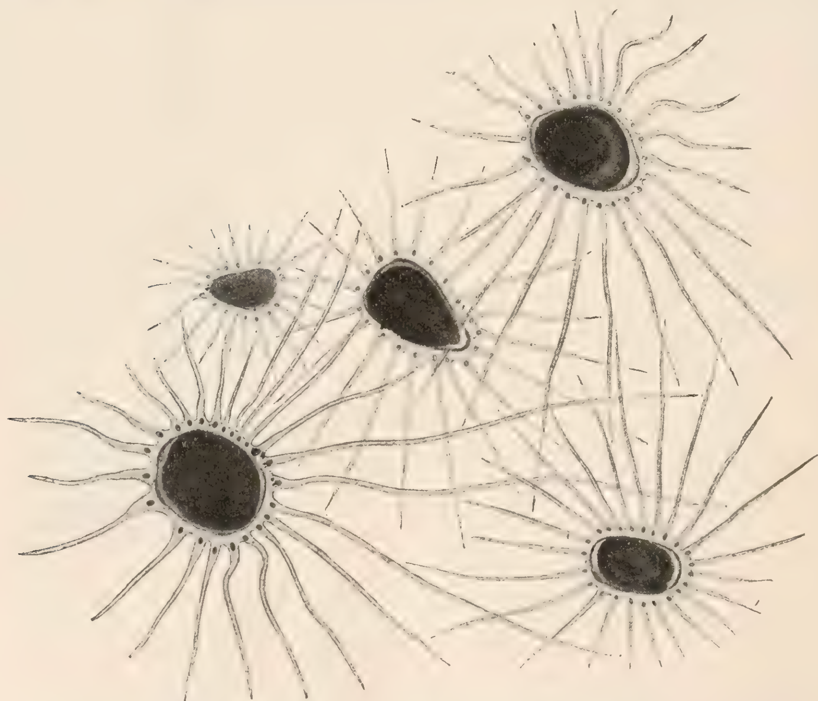


Fig. 7. Chromatophoren von *Loligo vulgaris*. Ueberkreuzen der Radiärfasern. (Nach Hofmann.)

faserbüschel zweier Chromatophoren untereinander. An intravital gefärbten Methylenblaupräparaten hat Hofmann (37) oft die büschelförmigen Verästelungen der Radiärfasern gesehen, bezüglich deren Endverästelungen starke Variationen vorkommen. Ferner erwähnt Hofmann, daß sich die Radiärfasern benachbarter Chromatophoren überkreuzen; eine direkte Verbindung der Fasern an diesen Stellen scheint er aber nicht anzunehmen. Endlich hat Chun (16) bei *Bolitaena* stets durchaus unverästelte Radiärfasern gesehen, auch war eine Verbindung zwischen den Radiärfasern benachbarter Zellen nicht nachzuweisen, wohl aber kann es vorkommen, daß zwei Radiärfasern sich an die gleiche Masche der unter der Chromatophorenschicht gelegenen Muskelschicht anlegen.

Beim Studium der histologischen Eigenschaften der Radiärfasern hat auch das färberische Verhalten dieser Gebilde die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich ge-

lenkt. SOLGER (71) hatte beobachtet, daß die Radiärfasern bei der vitalen Methylenblaufärbung sich ganz ähnlich färben wie glatte Muskeln (diffus blaßblau). Neuerdings hat HOFMANN (37) ausgedehnte Beobachtungen an der vitalen Methylenblaumethode unterworfenen Präparaten angestellt und konnte die Angaben SOLGERS bezüglich der Radiärfasern bestätigen. Dagegen färben sich die Hautmuskelfasern nicht, was auf deutliche Strukturverschiedenheiten zwischen Hautmuskeln und Radiärfasern hinweist.

Daß in manchen färberischen Eigenschaften Unterschiede zwischen Radiärfasern und glatten Muskeln bestehen, hat auch RABL (63) hervorgehoben, so daß man sie nicht direkt als glatte Muskeln, sondern nur für ähnliche Gebilde halten muß. Die Radiärfasern zeigen keine Doppelbrechung, während die glatten Muskeln des Mantels eine solche aufweisen. Gerade die Untersuchungen der Kontraktionsvorgänge am Mantelmuskel der Cephalopoden haben ergeben, daß sich die Kontraktionskurven dieser Muskel in sehr wesentlichen Punkten von den bei glatten Muskeln gefundenen unterscheiden, so daß die Mantelmuskeln wohl eine der vielen Uebergangsstufen vom glatten zum quergestreiften Muskel darstellen. Deshalb kann man nur den histologischen Unterschied zwischen Radiärfaser und Mantelmuskel konstatieren, ohne daraus folgern zu dürfen, daß die Radiärfasern keine echten glatten Muskeln seien.

STEINACH (72) hatte auch durch die HANSENsche Modifikation der VAN GIESONschen Pikrofuchsinfärbung die Radiärfasern als gelb gefärbte Bildungen dargestellt, die sich sehr auffällig von dem umliegenden roten Bindegewebsnetz abheben. Da sich die Radiärfasern hier ganz wie Muskelfasern verhalten, so war diese färberische Reaktion eine wesentliche Stütze dafür, sie als wirkliche Muskelzellen anzusehen. STEINACH glaubt allerdings, daß die Radiärmuskeln den quergestreiften Muskeln nahe verwandt sind und führt für seine Meinung an: die große Erregbarkeit der Radiärfasern für Momentanreize, sowie die rasch verlaufende Zuckung und ihre Fähigkeit in Tetanus zu geraten. Jedoch scheinen diese Eigenschaften durchaus nicht hinreichend, um die Radiärfasern zu den quergestreiften Muskeln in verwandtschaftliche Beziehungen zu bringen, denn gegen eine solche spricht vor allem das histologische Verhalten. Außerdem ist der Tetanus der Radiärfasern nicht als Tetanus exakt analysiert, denn langdauernde Kontraktionen brauchen besonders bei glatten Muskeln keine Tetani zu sein, wie die Untersuchungen von FUCHS (30) am *Sipunculus*-Retractor ergeben haben, bei welchem glatten Muskel auch rasch erfolgende lange anhaltende Dauerkontraktionen sich als einfache Zuckungen herausgestellt haben. Endlich müssen wir bedenken, daß die Physiologie des Kontraktionsprozesses derjenigen Gebilde, die wir in der Gruppe der glatten Muskeln vereinigen, noch keineswegs so weit gediehen ist, um mit Sicherheit ein kontraktiles Organ auf Grund des Kontraktionsverlaufes aus dieser Gruppe ausscheiden zu können. Andererseits ist es wohl heute nicht mehr zweifelhaft, daß wir in der Gruppe der glatten Muskeln physiologisch sehr verschieden sich verhaltende Muskeln vor uns haben, bei denen die histologische Untersuchung mangels geeigneter Methoden noch keine morphologischen Unterschiede feststellen konnte.

Die Zahl der an einer Chromatophore befindlichen Radiärfasern scheint bei verschiedenen und auch bei der gleichen Art verschieden zu sein. HARLESS (33) beschreibt deren 4—8, KLEMENSIEWICZ (46) 12—24, RABL (63) bei *Eledone* 17, HOFMANN (37) durchschnittlich 20 und CHUN (16) gibt einfach an, daß die Zahl der Radiärfasern der Zahl der Kerne entspricht. Ebenso ist die Form (RABL) und Länge (HOFMANN) der Radiärfasern, sowie die Mächtigkeit ihrer Entwicklung bei verschiedenen Arten verschieden, ja selbst bei nebeneinander liegenden Chromatophoren eines und desselben Individuums verschieden. Bei *Sepia* und *Loligo* finden sich besondere einzelne dunkle Chromatophoren mit sehr langen Radiärmuskeln (HOFMANN).

Auch die Formveränderungen der Radiärfasern bei ihrer Kontraktion sind vielfach mikroskopisch genauer beobachtet worden. Klemensiewicz (46) hebt hervor, daß bei retrahierten Chromatophoren die Radiärfasern schwer zu sehen sind und nur als feine glänzende Linien erscheinen, dagegen treten sie bei expandierten Chromatophoren wegen ihrer größeren Breite deutlich hervor. Ganz übereinstimmend äußern sich Samassa (69), Rabl (63) und Steinach (72), welche außer der Verdickung auch noch die Verkürzung der kontrahierten Fasern hervorheben. Die beiden letztgenannten Autoren erwähnen überdies, daß die Rädiärfasern im erschlafften Zustande hier und da leicht geschlängelt erscheinen. Chun (16) hat beobachtet, daß bei der Expansion der Chromatophore die Radiärfasern sich bis auf ein Drittel ihrer normalen Länge zu verkürzen vermögen.

Im Anschluß an diese anatomischen Untersuchungen über die Radiärfasern, seien hier noch die Versuche von Phisalix (58) erwähnt, welche bezweckten, einen physiologischen Beweis für die muskuläre Natur der Radiärfasern zu erbringen. Phisalix zerstörte mit einer feinen Nadel den zentralen Teil der Chromatophore; die unverletzt gebliebene Randpartie zeigt auf Reizung sowohl rhythmische wie tetanische Bewegungen. Wurde aber die Randpartie zerstört, wo die Chromatophorenmuskel ansetzen, dann tritt vollständige Bewegungslosigkeit auf.

Da der Einfluß des Nervensystemes auf die Chromatophoren schon seit Aristoteles angenommen wurde, so war es eine zwar keineswegs leichte, aber umso dringendere Aufgabe, die anatomischen Verbindungen zwischen den Chromatophoren und den in der Haut befindlichen Nerven einwandfrei darzustellen. Als erster beschreibt Sangiovanni (67, 68) die Verbindung der Chromatophoren mit einem weitmaschigen Nervennetz, auch Harless (33) erwähnt Nervenbündel, die mit den Chromatophoren in Beziehung treten, ja Joubin (43) will sogar Nervenendorgane gesehen haben, desgleichen Phisalix (59), der einmal Nervennetze um die Chromatophoren beschreibt, in denen stark lichtbrechende Körperchen, die vielleicht Ganglienzellen sein sollen, liegen. Ferner erwähnt er monilienartige Nervenendbäumchen an den Chromatophoren. Verbindung von Nervenfasern mit Chromatophoren beschreibt auch Samassa (69). Aber bereits Wagner (79) sowie Keller (45) stellen einen Zusammenhang der Nervenfasern entschieden in Abrede, und selbst Klemensiewicz (46) konnte keine sicheren Verbindungen der Nervenfasern mit den Chromatophoren nachweisen. Da aber selbst die positiven Angaben der vorgenannten Autoren keineswegs genügten, um den anatomischen Zusammenhang der Chromatophoren mit dem Nervensystem klarzustellen, so untersuchte Solger (71) diese Frage von neuem an vital gefärbten Methylenblaupräparaten. Zweifellos hat Solger Nerven an die Chromatophoren herantreten sehen, aber die letzten Enden der Nerven und deren Verteilung an der Chromatophore sind ihm sicher entgangen. Chun (16) hat an *Bolitaena*, namentlich an jungen Chromatophoren stets Nervenendigungen aufgefunden, aber an vollständig entwickelten Chromatophoren sind sie viel schwieriger zu beobachten. Nur selten kann man sicher zeigen, daß ein über die Chromatophore ziehendes Nervenstämmchen eine Verbindung mit der darunterliegenden Radiärfaser eingeht. Es ist ein großes Verdienst Hofmanns (37), durch seine sorgfältigen Untersuchungen vital gefärbter Methylenblaupräparate uns ein klares Bild von den Verbindungen der Nerven mit den Chromatophoren gegeben zu haben, weshalb die Befunde Hofmanns hier ausführlicher mitgeteilt werden sollen.

Am geeignetsten für die Methylenblauuntersuchung sind Präparate von *Loligo*, in deren Chromatophorenschicht ein fast zu großer Reichtum von Nervenfasern sich vorfindet. Die dickeren Nervenfasern verzweigen sich auf weite Strecken hin und bilden mit ihren Aesten ein Geflecht, das Hofmann den Grundplexus nennt, dessen Fasern glatte Konturen aufweisen. Der Grundplexus ist am stärksten entwickelt in der Gegend der Einstrahlung der Chromatophorennerven in die Haut.



Fig. 8. Nervengeflecht aus der Chromatophorenschicht der Haut von *Loligo vulgaris*. (Nach HOFMANN.)

Er stellt die allmähliche Aufteilung und Ausbreitung der Nerven in ihre Innervationsgebiete dar. Vom Grundplexus gehen feine Nervenfäden ab, welche häufig zu Bündelchen vereinigt sind, die aus varikösen Fäserchen bestehen und sich in wirrer Weise verflechten. Sie laufen an den Bündeln der Hautmuskeln entlang und stellen den intramuskulären Plexus dar, welcher wegen seiner oberflächlichen Lage als Endplexus bezeichnet wird. Die Fasern, welche die Radiärmuskeln innervieren, haben eine ganz charakteristische Anordnung. Jeder Radiärmuskel ist in seiner ganzen Länge mindestens von einem Nervenfaden begleitet, der bei nicht kontrahierten Muskeln ziemlich geradlinig, an stark kontrahierten Muskeln aber oft stark geschlängelt erscheint. In der Nähe des Pigmentkörpers der Chromatophore werden die Nervenfasern blaß und scheinen bei nicht gut gefärbten Präparaten hier zu endigen, wie es SOLGER (71) beschrieben hat. Aber an geeigneten Präparaten lassen sich die Nerven bis an den Chromatophorenkörper heran verfolgen, wo sie nach der Seite abbiegen und sich guirlandenförmig mit den Fasern der benachbarten Radiärfaser verbinden, und geben genau die Form der Einbuchtungen zwischen den einzelnen Radiärmuskelansätzen wieder. Diese Fasern endigen nicht in der Chromatophore, sondern münden in die benachbarten Nervenfäden ein, so daß alle bisher von anderen Autoren dargestellten freien Nervenendigungen als Kunstprodukte anzusehen sind. HOFMANN gibt die Möglichkeit zu, daß von den Schlingen feine Nervenfädchen abgehen, die in den Radiärmuskeln frei endigen, aber darstellen konnte er diese Fasern nicht.

Ob ein kontinuierliches Nervennetz vorhanden ist, läßt sich an Methylenblaupräparaten wegen der Unvollständigkeit der Färbung nicht entscheiden; es scheint

zwar möglich, daß eine schleifenförmige Verbindung der Endverzweigungen einer Stammfaser untereinander besteht, aber die physiologischen Versuche Hofmanns (38) haben ein solches kontinuierliches Nervennetz unwahrscheinlich gemacht; denn auf Reizung einzelner isolierter Hautnervenstämmchen geraten stets ganz bestimmte oft inselförmig getrennte Chromatophorenbezirke in Expansion und ebenso treten nach Nervendurchschneidungen umschriebene scharf umgrenzte Lähmungen einzelner Chromatophorenbezirke auf, was gegen ein kontinuierliches Nervennetz spricht. Immerhin könnte man gegen diese Beweisführung Hofmanns den Einwand erheben, daß bei der Isolierung der einzelnen Hautnervenstämmchen zweifellos eine Reihe von Fasern durchrissen worden sind, welche eventuell die bei der Reizung des Nervenstammes nicht miterregten Felder innervieren, so daß also die Inselbildung, auf die gerade Hofmann großes Gewicht zu legen scheint, doch nicht so strikte beweisend ist, wie er annimmt. Daß dennoch gewisse nervöse Verbindungen zwischen einzelnen Chromatophorenbezirken bestehen, geht aus einem anderen Versuche Hofmanns hervor. Tetanisiert man die Haut einer bereits abgestorbenen *Loligo*, bei der die Reizung des isolierten Nerven keinen Erfolg mehr hat, so zeigt sich gleichfalls Expansion der Chromatophoren in bestimmten Hautbezirken und in weit davon entfernten Inseln. Hofmann deutet diesen Versuch so, daß jedes Neuron gesonderte Nervenendnetze bildet. Es scheint, als würde dieser letzterwähnte Versuch den oben erhobenen Einwand widerlegen. Aber doch nur scheinbar, denn bei der komplizierten geflechtartigen Anord-

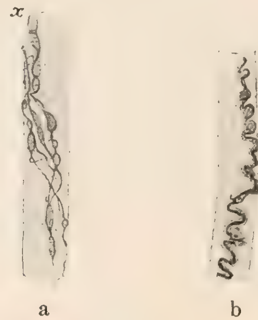


Fig. 9.

Fig. 9. Nervenfasern, welche an einer Radiärfaser entlang laufen. (Nach Hofmann.)

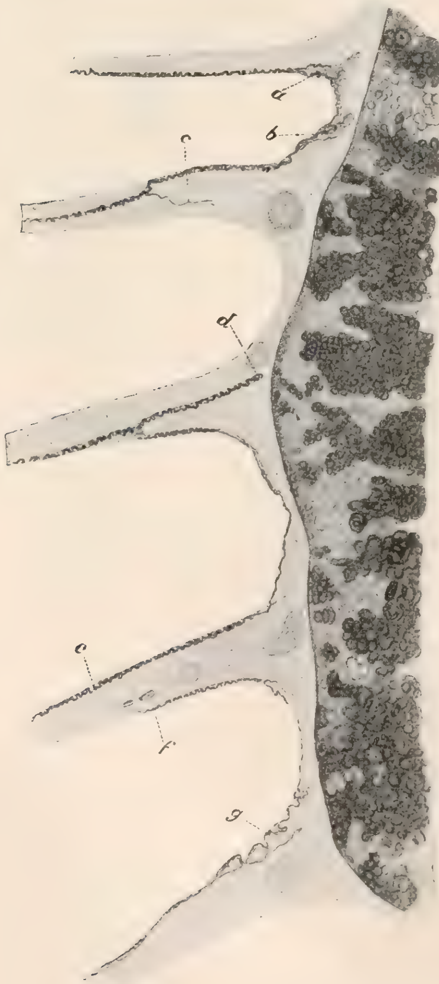


Fig. 10.

Fig. 10. Guirlandenförmige Nervenschlingen an den Radiärfasern von *Loligo vulgaris*. (Nach Hofmann.)

nung der Nervenfasern in der Haut sind Mitreizungen von in der unmittelbaren Nachbarschaft verlaufenden Fasern für entferntere Chromatophorenbezirke keineswegs ausgeschlossen. Endlich hat HOFMANN die Meinung ausgesprochen, daß die normale Zeichnung, z. B. das Auftreten der Augenflecke am Rücken, sowie der Querbänder auf getrennte Innervationsbezirke hinweise, denn diese Zeichnungen sind nicht allein durch die Anordnung der Chromatophoren bedingt, sondern sie sind im wesentlichen auf eigenartige zentrale Innervation zurückzuführen. Wenn auch

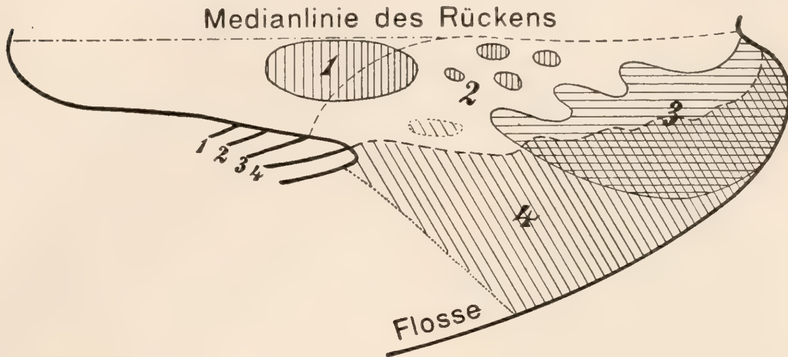


Fig. 11. Grenzen der Innervationsbezirke von vier Hautnerven, *Sepia officinalis.* (Nach HOFMANN.)

die Bedeutung der Innervation für das Zustandekommen der normalen Zeichnung zweifellos nicht unterschätzt werden darf, so scheint doch die Anordnung und Form der Pigmentzellen selbst nicht ohne wesentliche Bedeutung für das Zustandekommen der Zeichnung zu sein.

Zum Schluß unserer Betrachtungen über die Morphologie der Chromatophoren soll eine Uebersicht über die

Entwicklungsgeschichte

dieser Gebilde gegeben werden, zumal auch viele wichtige physiologische Beobachtungen an embryonalen Chromatophoren angestellt worden sind, und manche anatomischen Einzelheiten an sich entwickelnden Chromatophoren besser beobachtet werden können als an den fertigen Gebilden, worauf schon mehrfach hingewiesen wurde. Die ersten Beobachtungen über die Entwicklung der Chromatophoren der Cephalopoden verdanken wir KÖLLIKER (47), der ihr Auftreten bei *Sepia* und *Loligo sagittata* erst gegen das Ende des Embryonallebens beobachtet hat, zu einer Zeit, wo der Embryo und der Dottersack ungefähr gleich groß sind. Es sind runde oder länglichrunde membranlose Zellen, die einen blasseren zentralen Teil zeigen, während die Peripherie durch gelbe Körnchen gefärbt ist. Die größten der vorhandenen Zellen sind violett oder rotbraun. Bei *Loligo* treten die Pigmentflecken nicht so zahlreich auf wie bei *Sepia*, sondern ganz vereinzelt und wie es scheint, in ganz bestimmter Reihenfolge; sie sind am zahlreichsten auf der Dorsalseite des Mantels, am spärlichsten an jedem Arm des ersten Paares. KÖLLIKER nimmt eine pigmentfreie Vorstufe der Zellen an, in die sich erst später Pigmentkörner ablagern. Bei den ältesten untersuchten Embryonen konnte KÖLLIKER bereits Bewegungen der Chromatophoren beobachten. An noch früheren Embryonalstadien hat GRENACHER (32) die Chromatophoren als erstes Differenzierungsprodukt der Blastodermzellen gesehen. Es sind sternförmige, zunächst noch karminrot, später dunkler gefärbte Zellen, deren Farbstoff aus dem Dotter stammen dürfte. In Uebereinstimmung mit

Kölliker hat auch Grenacher beobachtet, daß die Chromatophoren sich an den Armen viel später differenzieren als am Mantel. Klemensiewicz (46) hat bei noch im Ei befindlichen Embryonen von 2 bis 2,5 mm Länge bereits sich bewegende Chromatophoren beobachtet. Das zeitlich verschiedene Auftreten sowie die Anordnung der embryonalen Chromatophoren wurde außer von den bereits genannten Autoren noch von Pouchet (62), Samassa (70), Joubin (43), Phisalix (59), sowie Solger (71) eingehender beschrieben, wobei zu bemerken ist, daß das von Phisalix (59) erwähnte späte Auftreten der Chromatophoren zum mindesten nicht für alle Cephalopoden gilt.

Die Frage nach der Herkunft der Chromatophoren wurde zuerst von Girod (31) eingehend behandelt, welcher die Chromatophoren als mesodermale Gebilde ansieht. Gegen diese Anschauung hat aber Joubin (43), wie Siemenz (zit. nach Solger, 71) einen ektodermalen Ursprung der Chromatophoren vertreten, und sie beschreiben an Präparaten von *Argonauta* und *Octopus* eine Einwanderung der Chromatophoren aus dem Ektoderm in Form von Einstülpungen in das Mesoderm. Die akzessorischen Teile der Chromatophore, insbesondere die Radiärfasern läßt auch Joubin aus dem Mesoderm entspringen. Aber von allen späteren Forschern, Phisalix (59), Faussek (22), Solger (71), Rabl (63) und Chun (16) ist die vollständige Haltlosigkeit der Joubinschen Auffassung erwiesen worden, so daß der mesodermale Ursprung der Chromatophoren als endgültig bewiesen anzusehen ist.

Trotzdem Klemensiewicz (46), Phisalix (59) sowie auch Solger (71) manches interessante und richtige Detail über die Chromatophorenentwicklung beobachtet haben, so konnten ihre Beobachtungen doch keine genügende Aufklärung über diesen Prozeß geben, da die drei genannten Autoren durch die Annahme der zelligen Hülle, collerette, ihre mikroskopischen Bilder mit dieser Annahme in Einklang zu bringen suchten. Trotzdem die Untersuchungen von Phisalix (59) sehr umfangreich, aber leider sehr wenig klar sind, wie Rabl (63) mit Recht betont, kann ich über ihre Spezialangaben hinweggehen und mich vor allem an die sehr sorgfältigen Beobachtungen von Rabl (63) und die neuesten Untersuchungen von Chun (16) halten, die, wie wir sehen werden, noch manche prinzipiellen Gegensätze aufweisen. Die Beobachtungen Rabls (63) beziehen sich auf Embryonen von *Loligo vulgaris* und *Sepia officinalis*.

Das erste Zeichen, durch das sich die zukünftige Chromatophore bei *Loligo* von den Bindesubstanzzellen unterscheidet, ist die Größe der Zelle und des Kernes. Später wird die Zellmembran gebildet und in einem folgenden Stadium erscheinen erst die Pigmentkörnchen, die kein flüssiges Vorstadium zu besitzen scheinen, sondern sofort als feste Körperchen erscheinen. Bei Embryonen von $3^1/_2$ mm Länge waren bereits alle Teile der fertigen Chromatophore angelegt, hier sind sogar schon die Radiärfasern vorhanden. Bei *Sepia* sind erst bei 4 mm langen Embryonen unter den Mesodermzellen der Rückenhaut solche zu erkennen, die ihrer Größe und dem Kerne nach als Anlagen der Pigmentzellen anzusehen sind. Bei 5 und 6 mm langen Embryonen kann man durch Eosinnachfärbung der Eisenhämatoxylinpräparate die Zellmembran bereits darstellen. Später erscheint das Pigment, doch hängt sein Auftreten nicht direkt von der Größe der Zellen ab, da kleinere Zellen pigmenthaltig sein können, während größere noch frei davon sind. Am häufigsten scheint das Pigment einen großen zentralen Hohlraum einzuschließen, doch ist zwischen Pigmentlage und Zellkapsel ein deutlicher Spalt zu sehen. Nur selten füllt der Pigmentkörper die Kapsel vollkommen aus, doch glaubt Rabl, daß der zentrale Hohlraum der in vivo vorhandene Zustand sei, während die kompakte Form, sowie die gelegentlich zu beobachtenden Uebergangsstufen zu ihr als Schrumpfungserscheinungen im Präparat aufzufassen sind. Bei Embryonen von

8 mm, die das voranstehende Verhalten zeigen, ist auch die erste Anlage der Radiärfasern vorhanden, indem sich eine Reihe typischer Mesodermzellen, welche noch keinen besonderen Charakter haben, der Chromatophorenmembran anlagern. Die Kerne dieser Zellen sind tangential zum Pigmentkörper gelagert. In anderen Fällen sind die Zellen mehr kubisch und entsenden in radiärer Richtung mehrere kurze, zarte Ausläufer, womit die Umwandlung der Mesodermzelle in eine Muskelzelle eingeleitet ist.

Bei 17 mm langen jungen Tieren sind zwar schon zahlreiche, große, dunkelpigmentierte Chromatophoren vorhanden, doch überwiegen noch die Entwicklungsstadien, unter denen viele noch unpigmentierte Zellen sich finden.

Die postembryonale Entwicklung der Chromatophoren unterscheidet sich in mehreren Punkten von der embryonalen. Vor allem zeigen die postembryonal sich bildenden Chromatophoren, zu einer Zeit, wo bereits die Radiärfaseranlagen kenntlich sind, noch keine Zellmembran, aber auch hier erscheint die letztere früher als die ersten Pigmentablagerungen; ferner zeigen postembryonal sich bildende niemals bläschenförmige, sondern stets kompakte Chromatophoren eine homogene blaßgelbe Substanz in ihrer Mitte. Später tritt eine durchgreifende Sonderung zwischen Pigment und Zellprotoplasma auf, indem sich Pigmenttropfen oder -klumpen bilden, um welche das Protoplasma fast regelmäßig nur eine Mantelschicht bildet, aus der sich eine stark lichtbrechende Haut (innere Pigmenthülle) bildet, so daß die Chromatophore zu der Zeit, in der sich die eigentliche Zellmembran bildet, zwei Umhüllungen besitzt. Die innere Pigmenthülle verschwindet aber wieder, sobald sich die homogene Pigmentmasse in Körnchen umgewandelt hat, die später immer dunkler werden. Gewöhnlich erfolgt die primäre Pigmentbildung an einer Seite des Kernes, gelegentlich kann sie aber rings um den Kern auftreten. Die Pigmentkörnchen selbst bestehen aus einer farblosen aus dem Zellprotoplasma hervorgegangenen Grundsubstanz, welche der Träger des Farbstoffes ist. Auf diese kontraktile Grundsubstanz führt Rabl das aktive Zurückziehen der scheinbar homogenen Pigmenttropfen von der Plasmahaut zurück.



Fig. 12. *Sepia officinalis.* Embryonale Chromatophore. *Th.* Teilung einer Radiärzelle, *Chr.K.* Kern der Chromatophore, *R.K.* Kern der Radiärfasern. (Nach Rabl.)

Ebenso wie sich die Chromatophoren verschiedener Körperregionen hinsichtlich der Form, in der das Pigment auftritt, unterscheiden, so zeigen auch die sich entwickelnden Radiärfasern der Chromatophoren in der Kopf- und Rückenhaut wesentliche Verschiedenheiten, auf welche hier nicht eingegangen werden soll. Dagegen muß als prinzipiell wichtig hervorgehoben werden, daß die Vermehrung der Radiärfasern nach Rabl durch indirekte Teilung erfolgt, indem sich an einzelnen Zellen Kernteilungsfiguren nachweisen lassen. Dagegen konnte Rabl niemals, weder bei Embryonen noch in jungen Chromatophoren erwachsener Tiere innerhalb einer als Chromatophore erkennbaren Zelle Kernteilungsfiguren beobachten. Sobald einmal sämtliche Bestandteile der Chromatophore angelegt sind, besteht ihre weitere Entwicklung nur in einer gleichmäßigen

Vergrößerung der betreffenden Gebilde, ohne daß dabei neuartige Erscheinungen, wie solche Phisalix (59) beschrieben hat, auftreten.

Auf Grund seiner Untersuchungen an *Bolitaena* kommt Chun (16) zu der Anschauung, daß die frühesten Entwicklungsstadien der Chromatophoren allen früheren Beobachtern entgangen seien. Die Chromatophoren entwickeln sich aus den gallertig verquollenen Bindegewebszellen der Cutis, es sind verästelte Zellen mit großem Kern und Kernkörperchen, welche ein dunkles feinkörniges Protoplasma und eine dem Kern anliegende dunkle Sphäre mit kleinem zentralen Kern

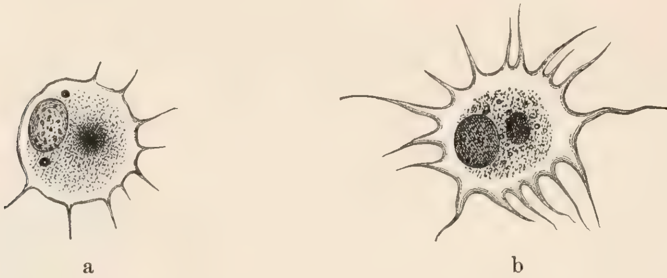


Fig. 13. *Bolitaena.* Jugendstadien der Chromatophoren mit Pseudopodien Kern und Sphäre, Scheidung in Ekto- und Endoplasma. (Nach Chun.)

erkennen lassen. Die Umwandlung beginnt damit, daß sich von dem den Kern und die Sphäre enthaltenden Endoplasma ein Ektoplasma scheidet, von dem kurze pseudopodienartige Fortsätze ausgehen, meist 9—14 an der Zahl, selten mehr oder weniger. An den sternförmig gewordenen Zellen tritt an den Fortsätzen die Ausscheidung einer kontraktilen Substanz in zwei getrennten seitlichen Zonen längs jeder Faser auf. Auch an der Basis der Fortsätze scheidet sich kontraktile Substanz in Form eines Ringes ab, so daß zwei kontraktile Systeme vorhanden sind. Dann beginnt sich der Kern ohne Zellteilungsfiguren zu teilen, wobei Bisquit- oder auch Hantelformen zu beobachten sind. Bereits in frühen Stadien treten im Zellkörper zahlreiche stark lichtbrechende unregelmäßig gestaltete Schollen auf. Die bereits zu erheblicher Länge ausgewachsenen zahlreichen Radiärfasern kommen mit feinen Nervenstämmchen in Kontakt und lassen an sämtlichen jungen Chromatophoren verschiedenes Verhalten zeigende Nervenendigungen erkennen. Meist geht das Ende einer Radiärfaser ohne scharfe Grenze breit in ein Nervenstämmchen über. Obgleich in dem Verhalten der Nervenanlagerung mancherlei Verschiedenheiten bestehen, so tritt doch niemals eine direkte Innervation des Pigmentkörpers auf, sondern nur der Radiärfasern, von denen mindestens eine mit den Nerven in Beziehung tritt. Im Stadium von 12—16 Kernen zeigt die Zellmembran der abgeplatteten Zelle feine Runzelung; an Stelle der vorerwähnten Schollen, die aufgelöst werden, tritt leicht gelbliches oder rötliches großkörniges Pigment. Die Kerne rücken später auseinander und ordnen sich kranzförmig in der Peripherie der Zelle an. Der schon früher vorhanden gewesene große, mit 1—3 Kernkörperchen versehene Kern bleibt im Zentrum der Zelle zurück. Die Zahl der peripheren Kerne nimmt noch weiter zu. Obgleich ihre Zahl schwankt, so werden doch meistens 28 gezählt. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung flacht sich die Zelle noch mehr ab, das feinkörnig gewordene Pigment erfüllt die der Körperoberfläche zugekehrte Seite der Zelle, während die untere Zellhälfte pigmentfrei bleibt. Die peripheren Kerne rücken allmählich in die zwiebelförmige Anschwellung der unteren Zellhälfte hinein, welche sich in die Radiärfasern fortsetzt, die miteinander zahlreiche Verbindungen eingehen. Erst dieses Stadium hat

nach CHUNS Meinung den anderen Autoren vorgelegen. Die weitere Entwicklung bis zur funktionierenden Chromatophore besteht wesentlich darin, daß die ganze Anlage sich verbreitert und das Pigment bis in die peripheren Zellteile vordringt, ja zuweilen sich sogar in die Radiärfasern fortsetzt. Der Gegensatz zwischen oberer und unterer Zellhälfte verschwindet später wieder, der große zentrale Kern wird allseitig von Pigment umgeben. Auch die Anastomosen zwischen den Radiärfasern verschwinden wieder, nur selten sind solche noch an ihren basalen Verbreiterungen zu beobachten. Die einzelnen Radiärfasern sind durchaus unverästelt, auch lassen sich Verbindungen zwischen den Radiärfasern benachbarter Chromatophoren nicht nachweisen. Der prinzipielle Unterschied der CHUNschen Darstellung der Chromatophorenentwicklung gegenüber jener von RABL ist dadurch charakterisiert, daß CHUN die Radiärfasern direkt als Zellfort-

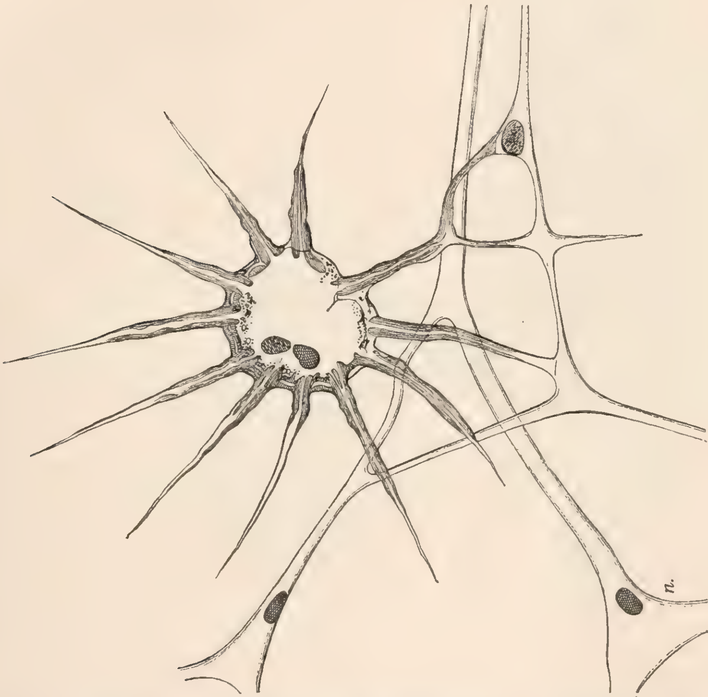


Fig. 14. *Bolitaena.* Zweikerniges Jugendstadium der Chromatophore mit kontraktilen Ausläufern, welche teilweise mit verbreiterten Enden auf das Nervennetz stoßen. (Nach CHUN.)

sätze der primären Pigmentzelle entstehen läßt und demnach die ganze Chromatophore als ein einzelliges sehr weit differenziertes Gebilde, etwa nach Art der höchststehenden Protozoen auffasst. RABL hingegen sieht die Chromatophore als ein vielzelliges Gebilde an, das sich durch die Entwicklung zu einem einheitlich funktionierenden Organ umwandelt. Es geht keineswegs an, die RABLsche Darstellung durch die CHUNschen Beobachtungen als unhaltbar und widerlegt darzustellen, wie es VAN RYNBERK (65) in seiner Zusammenstellung getan hat. Solange die von RABL an den embryonalen Radiärfasern beobachteten Mitosen nicht als Kunstprodukte oder anderen Zellen zugehörig erwiesen werden, ist die RABLsche Anschauung nicht widerlegt. Aber ebensowenig kann

man sagen, daß Chuns Auffassung unrichtig wäre, die allerdings schon ziemlich hochdifferenzierten und spezialisierten Zellen weitgehende Entwicklungspotenzen zuschreibt. Erscheinungen, die wir sonst an der Metazoenzelle eigentlich bisher nicht kannten. Wenn man aber bedenkt, daß die Chromatophoren bei den verschiedenen Cephalopodenarten nicht nur sehr weitgehende Formunterschiede aufweisen, und daß auch in der Entwicklung mancher Gebilde, insbesondere in der der Radiärfasern bei demselben Tier je nach dem Hautbezirk, schon deutliche Unterschiede bestehen, worauf Rabl selbst hinweist, dann scheint es wohl das Naheliegendste, anzunehmen, daß der für *Bolitaena*, einen gallertigen Tiefseecephalopoden, gefundene Entwicklungsmodus der Radiärfasern nicht ohne weiteres für *Sepia* oder *Loligo*, oder *Octopus* und *Eledone* zutreffen muß. Gerade bei so eminent variablen Gebilden wie den Chromatophoren wird wohl auch die Entwicklung keine so streng geregelte sein, daß ein einziger Bildungsmodus allein vorkommt.

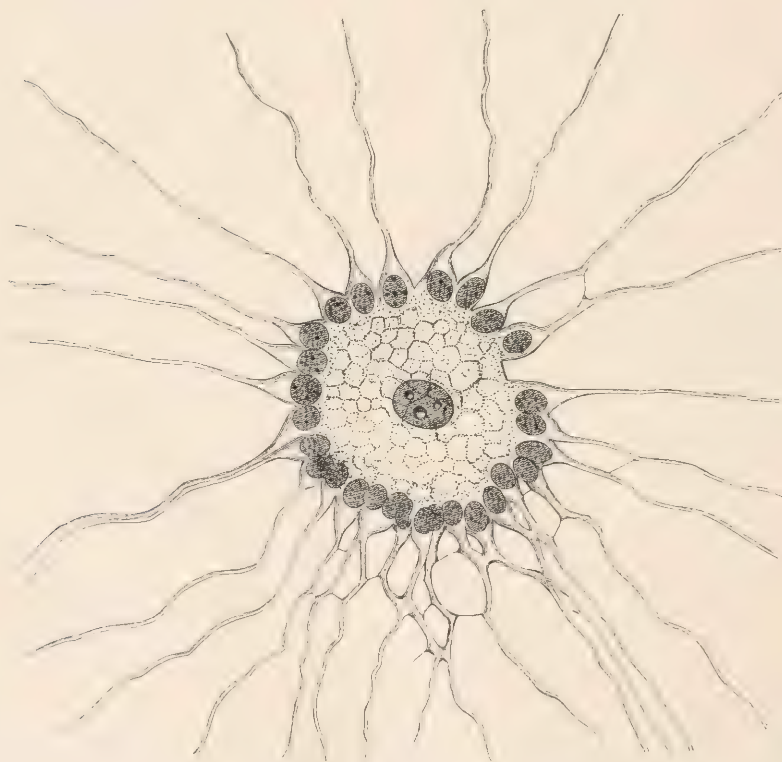


Fig. 15. *Bolitaena.* Junge Chromatophore mit großem zentralen Kern und 28 peripheren Kernen. Radiärfasern zum Teil miteinander verbunden. Wabenförmige Anordnung der Plasmastränge. (Nach Chun.)

Als Schluß dieser Ausführungen über die Chromatophorenentwicklung sollen auch noch einige Beobachtungen über die Rückbildung der Pigmentzellen angeführt werden. Bereits Samassa (59) sagt, daß die Chromatophoren wahrscheinlich nach einer bestimmten Zeit zugrunde gehen und durch nachrückende junge Elemente ersetzt werden. Genauer sind aber die Rückbildungsvorgänge meines Wissens nur von Rabl (63) studiert worden. Bei der Rückbildung der Chromatophoren bilden sich aus der körnigen Pigmentmasse Ballen, zwischen denen Kerne in

großer Zahl verstreut sind. Vielleicht verschwinden auch die Radiärfasern, aber eine sichere Entscheidung darüber konnte RABL nicht gewinnen. Die in der Chromatophorenhöhle enthaltenen Kerne, welche wahrscheinlich von außen her in die Chromatophoren eingedrungen sind, werden vollständig homogen. Auch das Stroma der Pigmentkörnchen verläßt die Höhle der degenerierenden Chromatophore und gelangt in das subepitheliale Bindegewebe und endlich zwischen den Epithelzellen hindurch an die Oberfläche der Haut. Diese Ortsveränderungen zeigen nicht nur entfärbte Pigmentkörner, sondern manchmal auch noch pigmentierte.

Wir wenden uns nun dem

Bau der Iridocyten

zu, jenen Gebilden, die den Hintergrund darstellen, auf dem sich der durch die Chromatophorentätigkeit bewirkte Farbenwechsel abspielt. Außerdem sind die Iridocyten auch jene Gebilde, denen die Tiere ihren Metallglanz und das Schillern verdanken, durch die erst die ganze Pracht des Farbenspieles zur vollen Geltung kommt. Die erste Untersuchung der Iridocyten verdanken wir BRÜCKE (10, 11), welcher sie „Flittern" genannt hat. Die von ihnen im auffallenden Licht erzeugten lebhaften Farben sind Interferenzfarben dünner Blättchen, wofür deren Glanz und Lebhaftigkeit spricht, sowie der Umstand, daß alle Farben dem dritten NEWTONschen Ring angehören, von rot bis violett. Am häufigsten treten auf: blau, meergrün, grasgrün und gelbgrün. Dagegen gelang es weder BRÜCKE noch BOLL (9) im durchfallenden Licht die Komplementärfarben, der im auffallenden Lichte erzeugten Farben zu sehen, was BRÜCKE auf die Kleinheit der Flittern zurückführt. Wohl aber hat H. MÜLLER (55) gelegentlich das Auftreten der Komplementärfarben gesehen. Gegen die BRÜCKEsche Auffassung der Farben als Interferenzfarben hat nur POUCHET (62) Stellung genommen, indem er die Flittern für zu dünn hielt, um Interferenzen zu erzeugen, außerdem war ihm das Fehlen der Komplementärfarbe im durchfallenden Licht ein Grund gegen BRÜCKEs Anschauung, und endlich behauptet er, wenn ich ihn recht verstehe, daß die Farben nicht einem NEWTONschen Ringsystem angehören, wie BRÜCKE angibt, sondern verschiedenen. POUCHET glaubt deshalb, es handle sich bei den durch Iridocyten bedingten Farbenerscheinungen nur um einfache Absorptionserscheinungen.

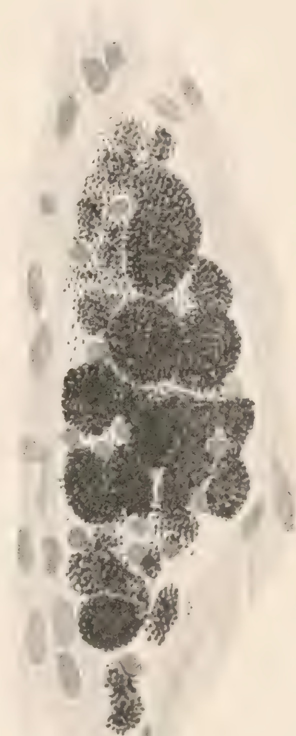


Fig. 16. *Octopodide.* Querschnitt durch die Haut. Zerfall von Chromatophoren. Pigment in Klumpen geballt. (Nach RABL.)

Die Iridocyten bilden nach H. MÜLLER (55), BOLL (9) eine einfache zusammenhängende Schicht unter der Chromatophorenschicht der Haut, die von JATTA (42) bereits in das Unterhautzellgewebe verlegt wird. Manchmal vereinigen sie sich zu zahlreichen Gruppen und erzeugen einzelne besonders lebhaft perlmutterartig oder metallisch glänzende Punkte oder Flecke. Schon

H. Müller beschreibt bei *Enoploteuthis* die großen blauschillernden Punkte, welche aus zwei übereinanderliegenden kugeligen Körpern bestehen, welche im Innern teils strukturlose, teils bestimmt kompliziert strukturierte schillernde Massen enthalten. Diese Körper sind wohl zweifellos den Iridocyten zuzuzählen. Jedoch ist das Vorkommen der Iridocyten keineswegs auf die Haut beschränkt, sondern in den Umhüllungen vieler Organe kommen verschieden geformte Iridocyten vor, so besonders im Tintenbeutel von *Rossia dispar*, ferner bei *Loligopsis* (H. Müller). Ferner hat Hensen (35) in der Argentea des Cephalopodenauges die Flittern beschrieben. Keller (45) erwähnt ihr Vorkommen an der Innenseite des Mantels, ferner in den großen Aesten der Kiemenvene von *Sepia*, sowie an den Kiemen von *Spirula*.

Die Iridocyten werden von H. Müller (55), Leydig (51), Boll (9), Keller (45), Pouchet (62), Girod (31) übereinstimmend als kernhaltige Zellen von polyedrischer Form oder als unregelmäßige rhombische Täfelchen



Fig. 17. *Sepiola Rondeleti.* Iridocyste mit paralell verlaufenden, faserigen Iridosomen. *Jr.K.* Kern der Iridocyste. (Nach Rabl.)

beschrieben, deren Form wechselt. Die ganzen Zellen, „Plättchen" nennt sie z. B. Boll, bestehen wieder aus kleinen Flittern oder Blättchen. Bei *Argonauta* haben die Iridocyten nach Angabe von Keller (45) eine den menschlichen Blutkörperchen ähnliche Form. Die Einwirkung chemischer Agentien auf die Iridocyten wurde besonders von Pouchet (62) untersucht. In Glyzerin zerfallen sie in dünne unregelmäßige Scheiben, während Essigsäure unter Vernichtung der optischen Eigenschaften eine Zerspaltung der Körperchen herbeiführt; in Natronlauge nehmen sie Blasenform an, dagegen verändern sie sich in Müllerscher Flüssigkeit nicht. Rabl (63) hat in seiner ausgezeichneten Arbeit die Histologie und Entwicklungsgeschichte der Iridocyten, die er „Iridocysten" nennt, sehr sorgfältig untersucht, so daß ich mich im weiteren an die Darstellung Rabls halte. Bei *Eledone* sind die Iridocyten vielfach verzweigte Zellen mit einem zentral gelegenen Kern. Sowohl der Zellkörper als auch die Fortsätze sind erfüllt von zahlreichen walzen- und scheibenförmigen Körperchen, die in zwei Reihen in den Zellen angeordnet sind und von Rabl „Iridosomen" genannt werden. Die Zellen liegen in einer der Hautoberfläche nahezu parallelen, kontinuierlichen Schicht, in der die Ausläufer

benachbarter Zellen miteinander anastomosieren. Ganz ähnlich sind die Iridocyten von *Octopus* gebaut, nur sind ihre zahlreichen Fortsätze plumper und die Iridosomen haben die Gestalt kurzer walzenförmiger Stäbchen. Die Iridocyten von *Loligo* sind regelmäßig begrenzte unverzweigte Zellen mit ovalen blättchenartigen regelmäßig angeordneten Iridosomen. Bei *Sepiola* sind die Iridocyten außerordentlich große glatte Zellen, in denen die Iridosomen meist nur in einfacher Schicht verteilt sind Die Iridosomen stellen gestreckte oder drehrunde geschlängelte Fäden dar, welche sich nicht teilen. Manchmal verkleben einzelne Fäden miteinander zu breiten Strängen. Die Fädchen besitzen die Fähigkeit, sich in wechselnder Anordnung zu gruppieren, wodurch eine wechselnde Reflexion des Lichtes eintritt. Die Verschiedenartigkeit im Bau der Iridocyten, insbesondere der Iridosomen, ist für die betreffende Cephalopodenart ganz charakteristisch.

Als selbständige histologische Elemente der Cutis können die Iridocyten erst bei Embryonen von 6—7 mm Länge nachgewiesen werden, wenn sich in ihnen Iridosomen entwickelt haben, die als kleine Körnchen oder auch in Fäden in den peripheren Teilen der platten Zellkörper liegen. Später verschmelzen die größer gewordenen Körnchen zu einer den Kern ringförmig umschließenden Masse, die zahlreiche Fortsätze und Buchten zeigt. Bei Embryonen von 8 mm Länge treten nach einwärts von dem kompakten Ring neue winzige Körnchen und Fäden auf; die Iridocyten bilden in diesem Stadium bereits eine einschichtige Zellage. Bei 17 mm langen Sepien findet man am Kopfe bereits zwei bis vier Schichten großer Iridocyten, die sich von embryonalen Zellen durch ihre Rotfärbung mit Hämatoxylin unterscheiden. Die Färbbarkeit ist in den verschiedenen Schichten eine verschiedene, indem die obere Schicht blau, die untere sich rot färbt. Die zuoberst gelegenen Zellen sind die kleinsten und jüngsten. Die Neubildung der Iridocyten aus Bindesubstanzzellen geht von der Oberfläche der Haut nach einwärts vor sich; in den großen Iridocyten besteht der Inhalt aus zahlreichen manchmal staubförmigen Kügelchen, weshalb RABL die Meinung vertritt, es könnte eine Zerkleinerung der Iridosomen stattfinden, zumal in den kleineren Iridocyten die Iridosomen Stäbchen- oder Fadenform aufweisen.

C. Physiologie der Chromatophoren.

1. Spontaner und reflektorischer Farbenwechsel.

Der scheinbar spontane Farbenwechsel der Cephalopoden ist seit den ersten Beschreibungen des ARISTOTELES (2) stets von neuem bewundert und beschrieben worden und führte zu der Annahme, daß dieses Farbenspiel dem Willen der Tiere unterworfen sei, wobei später unter dem mächtigen Einfluß der DARWINschen Lehre der ganze Farbenwechsel zum Teil als Schutz-, zum Teil als Schreckfärbung gedeutet wurde. Aber bereits ARISTOTELES erwähnt, daß die Tintenfische die Farbe der Steine des Grundes annehmen, um Fische zu täuschen und sie leichter fangen zu können. Der Entdecker der Chromatophoren, SANGIOVANNI (66), deutete den Farbenwechsel als Schreckfärbung. Aehnliche Anschauungen wurden vertreten von DELLE CHIAJE (15), SEIDLITZ (70), DARWIN (20), KOLLMANN (48), FREDERICQ (23), KLEMENSIEWICZ (46), ALBINI (1), KELLER (45) u. a., wobei besonders auf die willkürliche Farbenanpassung an die Farbe des Grundes das Hauptgewicht gelegt worden ist. Aber gerade die letzten Arbeiten über diesen Gegenstand, die Untersuchungen von STEINACH (72), sowie jene von FUCHS (29) haben gezeigt, daß es sich um gesetzmäßige Reflexe und nicht um willkürliche Farbenanpassungen handelt.

Groß ist die Zahl von Beobachtungen, welche eine psychische und reflektorische Erregung der Chromatophoren dartun. Schon Wagner (78) hatte beschrieben, daß *Octopus* beim ruhigen Haften an der Wand des Bassins eine schmutzig-blaß gelbe Farbe aufweist, und bei Reizung ein lebhaft wechselndes Farbenspiel mit Auftreten dunkler Flecke zeigt. Diese Beobachtung wurde stets von neuem bestätigt. Von Fredericq (23) wurde beobachtet, daß *Octopus* vor dem Ausspritzen der Tinte ganz schwarz wurde und dann wieder grau. Hier handelt es sich um weiter nichts als um eine sehr starke reflektorische Erregung, da ja nur nach starken äußeren oder auch psychischen Reizen das Ausspritzen der Tinte im höchsten Stadium der Erregung erfolgt. Farbenänderungen bei der Ortsveränderung hat Phisalix (58) zuerst beobachtet. Steinach (72) beschreibt eingehend den Farbenwechsel der Tiere beim Ansaugen und Loslassen der Saugnäpfe als einen von ihnen ausgehenden Reflex.

Um aus der großen Reihe von mehr oder minder gut fundierten Experimenten, welche den Einfluß der Psyche auf den Farbenwechsel zeigen sollen, nur einige zu nennen, seien die nachstehenden Angaben angeführt. Bereits Aristoteles (2) läßt die Cephalopoden aus Furcht erblassen und wechselndes Farbenspiel zeigen. Eine geradezu klassische und überaus fesselnde, farbensprühende Darstellung des Farbenwechsels unter dem Einfluß psychischer Erregungen, insbesondere während des Kampfes mit fremden oder auch Tieren derselben Art hat Kollmann (48) veröffentlicht; während des Kampfes sind die Tiere intensiv dunkel gefärbt. Fredericq (23), Klemensiewicz (46) haben ähnliche Beobachtungen gemacht, indem die Tiere beim Anblick ungewöhnlicher Gegenstände, z. B. der erhobenen Faust, sich dunkel färben. Hofmann (37) beschreibt sogar einen eigenen Schreckreflex bei Sepien, welche beim Erheben der Hand gegen das Tier oder sonstiger Aufregung eine deutliche Zebrastreifung zeigen. Noch weiter in der Differenzierung der psychischen Beeinflussung der Färbung geht Phisalix (58), nach seinen Beobachtungen werden *Sepia* und *Sepiola* aus Angst blaß, während Zorn eine dunkle Färbung hervorrufen soll.

Gerade diese Versuche, welche eine psychische Verwertung optischer Eindrücke nahelegten, führten Klemensiewicz (46) dazu, den Einfluß des Auges auf den Farbenwechsel zu untersuchen, insbesondere nahm Klemensiewicz auf Grund von Versuchen mit Durchschneidung der Nervi optici an, daß die Farbenanpassung an die Farbe des Grundes reflektorisch vom Auge aus erfolge. Dieser Meinung schließt sich auch Phisalix (58) an, der hervorhebt, daß die vom Auge ausgelösten Reflexe besonders wirksam seien und beim blinden Tier fehlen. Gegen den Einfluß der Augen auf den Farbenwechsel hat sich insbesondere Steinach (72) ausgesprochen, indem er auf Grund seiner Versuche eine direkte Lichtwirkung auf die Chromatophoren annimmt, die nach den neuen Versuchen von Hertel (36) sowie Fuchs (29) zweifellos besteht, worauf bei Besprechung der Lichtwirkung näher eingegangen wird. Doch glaube ich hier schon sagen zu müssen, daß Steinach zweifellos den Einfluß der Augen bzw. optischer Reizung auf den Farbenwechsel der Cephalopoden viel zu sehr unterschätzt.

Dagegen ist es ein großes Verdienst STEINACHS (72), die reflektorische Beeinflussung des Farbenwechsels der Cephalopoden von den Saugnäpfen aus experimentell sichergestellt zu haben, Vermutungen, die bereits HARLESS (33) auf Grund allerdings nicht ganz einwandfreier Experimente ausgesprochen hat. Da STEINACH die HARLESSsche Arbeit nicht zitiert, so scheint ihm HARLESS' Versuch, mechanische Reizung der Saugnäpfe, unbekannt gewesen zu sein. Wohl aber mochten die bekannten Versuche BIEDERMANNS (7) über den Einfluß von taktilen Hautreizen auf die Färbung von Fröschen STEINACH den Gedanken nahegelegt haben, diese Frage auch bei Cephalopoden zu untersuchen, zumal STEINACH beobachtet hatte, daß das lebhafte Farbenspiel im Moment des Festsaugens auftritt. Nach Abtragen der Arme und Abschneiden der um die Mundöffnung angeordneten Saugnäpfe verlieren die Tiere (*Octopus* und *Eledone*) die Fähigkeit, ihre Farbe spontan zu wechseln; nach Abklingen der durch die Operation hervorgerufenen Erregung wird das Tier blaß, verdunkelt sich aber bei direkter mechanischer Hautreizung, jedoch nur so lange, als der Reiz selbst andauert. Behält das Tier nur einen einzigen Arm, dann bleibt die Fähigkeit, spontan die Farbe zu wechseln, erhalten, ja es genügt hierzu, einzelne Saugnäpfe an den Stümpfen der abgetrennten Arme stehen zu lassen. Es handelt sich also um eine reflektorische Beeinflussung der tonisch erregten Färbungszentra im Gehirn durch Erregung der zentripetal leitenden Nerven von den Saugnäpfen; die zentrifugale Bahn wird durch die motorischen Nerven der Radiärmuskeln dargestellt. Der spontane Farbenwechsel beruht nach STEINACH auf einer graduellen Veränderung dieses Reflextonus infolge verschiedenartiger Hautreize. Beim Festsaugen an groben Kies oder Gestein tritt eine fleckige Zeichnung auf, während beim Ansaugen auf feinkörnigem Sand das Tier gesprenkelt erscheint, während bei Untätigkeit des Saugapparates, so insbesondere beim Schwimmen die Tiere unauffällig graubraun sind. Dieses gesetzmäßige Verhalten ist aber nur bei einer mittleren Lichtstärke zu konstatieren. Sobald jedoch eine stärkere Belichtung mit Sonnenlicht eintritt, dann reicht der von den Saugnäpfen ausgehende Reflextonus nicht mehr aus, es tritt dann die besondere Wirkung des Lichtes auf die Färbung noch hinzu.

2. Einfluß des Lichtes.

Gelegentliche Beobachtungen über den Einfluß des Lichtes auf die Färbung wurden von verschiedenen Autoren angestellt; so erwähnt SANGIOVANNI (66), daß Belichtung des toten Tieres Chromatophorenbewegung auslöst, ferner führt FREDERICQ (23) an, daß *Octopus* im Lichte hell werde und im Schatten dunkel, und daß starke Belichtung eine eigenartige lähmende Wirkung auf die Pigmentzellen ausübe, indem die Bestrahlung des Kopfes mit dem durch eine Linse konzentrierten Sonnenlicht ein Erblassen der betreffenden Stelle hervorruft. Diese hellen Flecke bleiben längere Zeit bestehen; der Versuch wurde von FREDERICQ mehrfach mit dem gleichen Resultat wiederholt. Wie diese Beobachtung zu erklären ist, läßt sich zunächst nicht angeben, jedenfalls steht er im Widerspruch zu den umfangreichen Beobachtungen von STEINACH (72), HERTEL (36) und FUCHS

(29), auf die weiter unten eingegangen werden wird. Auch Phisalix (61) beschreibt eine sehr deutliche und rasch eintretende Wirkung des Lichtes, indem Sepien in der Sonne sofort erblassen; diese Beobachtung Phisalix muß eine grobe Täuschung sein, denn weder Steinach (72) noch Fuchs (29) konnten diese Angabe für *Octopus* und *Eledone* bestätigen, und Hofmann (39) hat bei *Sepia* keine ausgesprochene Lichtwirkung gesehen.

Umfangreiche systematische Versuche über den Einfluß des Lichtes auf die Färbung der Cephalopoden hat zuerst Steinach (72) angestellt; in seinen Versuchen hat sich sowohl direktes Sonnenlicht als auch diffuses Tageslicht als außerordentlich wirksam erwiesen, wobei Steinach annimmt, daß es sich um eine direkte Erregbarkeit der Chromatophoren selbst durch das Licht handelt. Allerdings muß man Hertel (41) zustimmen, daß die Steinachschen Versuche diese Schlußfolgerung nicht exakt bewiesen haben, denn die direkte Lichtwirkung auf die Chromatophoren hat erst Hertel durch sehr eingehende exakte Untersuchungen zweifellos sichergestellt, auf die später eingegangen werden wird. Tiere (*Eledone* und *Octopus*), welche in einer dichtverdeckten Wanne abgeblaßt sind, werden bei Einwirkung des Sonnenlichtes in zwei bis drei Sekunden lebhaft dunkel. Diese starke Färbung stellt gewissermaßen die Maximalleistung der Chromatophoren dar, sie dauert solange an, als die Strahlung einwirkt. Auch bei steilen Intensitätsschwankungen des diffusen Tageslichtes hat Steinach, wenn auch bedeutend schwächere, Färbungsunterschiede beobachtet; aber gerade gegen diese Versuche läßt sich ein auch bei den Versuchen mit Sonnenlicht zulässiger Einwand erheben, daß nämlich hier chemische Reizungen mit im Spiel waren. Schon Fredericq (23) fand, daß Luftmangel ein Erblassen der Tiere herbeiführt, während die Haut an der Luft stark dunkelt, die Beobachtung wurde sowohl von Hofmann (38), als auch Fuchs (29) bestätigt. Da Steinach in seinen Versuchen über die Wirkung des diffusen Tageslichtes das Tier längere Zeit im Dunkeln hält, indem über das Aquarium eine mit Tuchpapier bekleidete Glasglocke gestürzt wird, so wird natürlich auch der Sauerstoffzutritt zum Wasser verhindert, und das Erblassen des Tieres kann ebensogut durch den Sauerstoffmangel wie durch den Lichtmangel erfolgt sein; beim raschen Abheben der Glasglocke hat dann sowohl das Licht als der Sauerstoff wieder freien Zutritt zum Wasser.

Um zu beweisen, daß das Licht seine Wirkung direkt in der Haut entfaltet, exstirpierte Steinach (72) bei einigen Tieren die Augen oder durchschnitt die Nervi optici, um speziell die von Klemensiewicz u. a. vertretene Anschauung zu widerlegen, daß das Licht seine Färbungswirkung nur reflektorisch durch Vermittlung der Augen entfaltet. In der Tat zeigten die so geblendeten Tiere das gleiche Verhalten gegen Lichtreize wie normale Tiere. Dagegen zeigte sich nach Ausschaltung oder Zerstörung der cerebralen Färbungszentren eine bedeutende Herabsetzung der Lichtreaktion, woraus zweifellos hervorgeht, daß das Licht am normalen Tier seine Wirkung zum großen Teil reflektorisch unter Vermittlung der cerebralen Kolorationszentren entfaltet, wofür auch die Versuche von Fuchs (29) sprechen.

Auch an isolierten Armen von *Eledone* und *Octopus* hat Steinach (72) die Beleuchtungsversuche mit dem gleichen Erfolg wiederholt.

Wesentlich für die Auffassung, daß die Lichtwirkung eine lokale ist, sind die Versuche STEINACHS mit partieller Beleuchtung der isolierten Arme, wo die Dunkelung nur oder fast nur auf die beleuchtete Armpartie beschränkt blieb.

Endlich hat STEINACH versucht, die Wirkung der Lichter von verschiedener Wellenlänge auf die Chromatophoren zu ermitteln, indem das Tageslicht durch farbige Glas- oder Gelatineplatten filtriert wurde. Dabei erwiesen sich die Strahlen des roten Lichtes als vollkommen wirkungslos, während grüne und blaugrüne Lichter am stärksten wirksam sich erwiesen. Gerade diese Uebereinstimmung der Wirksamkeit der Strahlenarten mit dem Maximum der Lichtintensität des Sonnenspektrums hätte STEINACH dazu führen müssen, die Intensitätsunterschiede der Beleuchtung bei monochromatischer oder wenigstens annähernd solcher Bestrahlung genau zu prüfen, eventuell auszuschalten, und hier setzt vor allem die sehr berechtigte Kritik HERTELS (36) an den STEINACHschen Versuchen ein. Aber bevor ich auf die Arbeit HERTELS eingehe, muß noch eine Versuchsreihe STEINACHS Erwähnung finden, weil ihr Autor sie für prinzipiell wichtig hält. Diese Versuche wurden an abgeschnittenen Armen ausgeführt, deren Nervenreizbarkeit auf den elektrischen Strom, sowie auch auf mechanische Reize erloschen war, und zwar mit dem gleichen Resultat wie an frischen Armen. Da in den Versuchen STEINACHS chemische Reizungen nicht ausgeschlossen sind, und gerade nach den Untersuchungen von HOFMANN und FUCHS die chemische Reizbarkeit der Chromatophoren nach Ausschaltung des Nervensystems erhöht erscheint, so möchte ich schon aus diesem Grunde diese Versuche STEINACHS zum Beweise dafür, daß die Lichtwirkung ohne Vermittlung des Nervensystems erfolge, nicht für streng beweisend erachten, zumal nach den Beobachtungen von FUCHS (29) die Erregbarkeit der Chromatophoren durch Licht früher zu erlöschen scheint, als durch andere, besonders elektrische Reize.

Erst HERTEL (36) ist es gelungen, den einwandfreien Nachweis zu führen, daß die Chromatophoren durch das Licht direkt erregt werden. HERTEL untersuchte verschiedene Cephalopoden, *Sepiola, Octopus*, namentlich aber *Loligo*, mit ultraviolettem Licht von 280 $\mu\mu$, blauen Strahlen von 440 $\mu\mu$ und gelben Strahlen von 558 $\mu\mu$, welche sämtlich gleiche Intensitäten hatten. Außerdem wirkten diese Strahlen nur auf einen ganz kleinen, eng umschriebenen Bezirk des Tieres, eine Mitbestrahlung der Augen war ausgeschlossen; chemische Reizungen waren vermieden, da die Versuchstiere sich in mit frischem Seewasser durchströmten Gefäßen im verdunkelten Zimmer befanden. Die ultravioletten Strahlen erzeugten zunächst fast augenblicklich eine lokale Expansion aller Chromatophoren, die sich aber schon nach kurzer Zeit auf das ganze Tier ausdehnte und eine Fluchtbewegung aus dem Strahlenbezirk hervorrief. *Loligo* zeigte alle diese Erscheinungen am stärksten. Bei Bestrahlung mit blauem Licht expandierten — namentlich an jungen Loligines besonders deutlich — zuerst die gelben Chromatophoren, welche anfänglich Pulsationen zeigten und dann immer länger dauernde Expansionen aufwiesen; erst viel später beginnt die Reaktion der violettroten Chromatophoren, während bei der Einwirkung der gelben Strahlen die violettroten Zellen zuerst reagieren. Eine

Ausbreitung der Färbung auf das ganze Tier konnte niemals beobachtet werden, ebensowenig Fluchtversuche, welche auf die Strahlenwirkung zu beziehen gewesen wären. Die Wiederholung der Versuche an abgestorbenen Exemplaren, bei denen noch das Chromatophorenspiel erhalten war, ergab übereinstimmende Resultate, nur erstreckte sich die Expansion nicht auf das ganze Tier und selbstverständlich fehlten die Fluchtbewegungen. Bei diesen Versuchen konnte auch konstatiert werden, daß eine länger anhaltende Bestrahlung mit ultraviolettem Licht die Chromatophoren gleich den übrigen Zellen abtötet. Auch weißes, unzerlegtes Licht, aus dem die ultravioletten Strahlen abfiltriert waren, ließ an toten *Loligo*-Exemplaren stets die violettroten Chromatophoren früher expandieren als die gelben. Exzidierte Hautstücke, deren Chromatophorenschicht freipräpariert wurde, zeigten unter dem Mikroskop bei Bestrahlung mit den genannten Lichtarten ein übereinstimmendes Verhalten, nur fehlte hier bei Anwendung des ultravioletten Lichtes die Ausbreitung der Expansion außerhalb des bestrahlten Bezirkes. Aber sowohl bei Bestrahlung mit ultraviolettem als mit gelbem oder blauem Licht ließ sich an den Pigmentkörnchen der expandierten Zellen eine zitternde Bewegung erkennen, sowie eine Strömung des Pigmentes nach dem Zentrum der Zelle zu.

Die verschiedene Reaktion auf verschiedene Strahlenarten erklärte sich aus der verschiedenen Absorption der Zellen für die einzelnen Strahlenarten, die mit dem Engelmannschen Mikrospektrometer genau gemessen werden konnte. Das von allen Zellen gleichmäßig stark, ja vollkommen absorbierte ultraviolette Licht von 280 $\mu\mu$ brachte deshalb an allen Zellen eine Expansion hervor, während die blauen Strahlen von 440 $\mu\mu$ nahe dem Absorptionsmaximum der gelben Zellen lagen, das sich bei 460 $\mu\mu$ befand. Daher wirkten diese Strahlen am intensivsten und raschesten auf die gelben Chromatophoren. Die violettroten Zellen hatten ihr Absorptionsmaximum bei 558 $\mu\mu$, also sehr nahe bei den für sie besonders wirksamen gelben Strahlen von 550 $\mu\mu$. Die intensive Wirkung des ultravioletten Lichtes ist dadurch zu erklären, daß dieses Licht nicht nur von dem pigmenthaltigen Teil, sondern auch von dem übrigen pigmentfreien Teil des Plasmas aufgenommen wird, während die anderen Strahlen ihre Wirkungen nur durch das absorbierende Pigment ausüben, dessen Vermittlerrolle zur Entfaltung der Reizwirkung dieser Strahlen notwendig ist.

Es wäre nun denkbar, daß die Chromatophorennerven durch die vom Pigment aufgenommenen Strahlen erregt würden, da pigmentierte Nervensubstanz, z. B. der Bauchstrang des *Sipunculus*, in der Tat durch Licht erregt werden kann. Aber durch Atropin ließen sich die Nervenendigungen lähmen und trotzdem erwiesen sich diese Strahlen von 280 $\mu\mu$, 440 $\mu\mu$ und 550 $\mu\mu$ in der beschriebenen Weise wirksam, wenn sie auf die atropinisierte Haut von *Loligo* einwirkten. Damit ist also der Beweis erbracht, daß es sich hier um direkte Einwirkung des Lichtes auf die Zellen ohne Vermittlung des Nervensystems handelt, wobei für die Strahlen von 440 $\mu\mu$ und 550 $\mu\mu$ die entsprechenden Pigmente die Vermittlerrolle im Sinne von Sensibilisatoren spielen. Da alle Beobachter einschließlich Steinach bei ihren Versuchen mit Sonnenlicht die

Wirkung der im Sonnenlicht vorhandenen ultravioletten Strahlen nicht berücksichtigt hatten, so muß in der Tat erst HERTEL das Verdienst zugesprochen werden, den einwandfreien Nachweis für die direkte Erregung der Pigmentzellen durch das Licht erbracht zu haben.

Schon FREDERICQ (23) hatte beschrieben, daß *Octopus* aus dem Lichte, in dem er hell wird, flieht und sich einen dunklen, schattigen Platz aufsucht, wo er dunkle Farbe annimmt. STEINACH (73) hat versucht, die lokomotorischen Bewegungen, die vom Sonnenlicht ausgelöst werden, näher zu studieren. Da geblendete Tiere (*Eledone*) sich genau so verhielten wie sehende, so kann mit STEINACH wohl gesagt werden, daß die Augen beim Zustandekommen dieser Fluchtbewegungen keine Rolle spielen. Hingegen zeigte sich, daß die der Arme beraubten Tiere, welche keinen spontanen Farbenwechsel zeigen, durch Bestrahlung mit Sonnenlicht zwar dunkel werden, aber keine Ortsbewegung ausführen. Sobald STEINACH abgetrennte Arme von *Octopus* und *Eledone*, welche vorher eine Zeitlang im Dunkeln gehalten worden waren, mit Sonnenlicht bestrahlte, trat zuerst Bräunung und Wellenspiel der Chromatophoren auf, dann Bewegung der Saugnäpfe und endlich Lokomotion. Nach Verdunklung kommen die Arme wieder zur Ruhe. STEINACH glaubt nun, daß der Lichtreiz in den Chromatophoren angreife und diese Erregung auf dem Wege der Radiärmuskeln ohne Nervenbeteiligung den Hautmuskeln und von diesen den Saugnäpfen zugeleitet wird. Erst von den Saugnäpfen aus wird reflektorisch unter Vermittlung des Zentralnervensystems die Fluchtbewegung ausgelöst. Diese Deutung der Experimente STEINACHS, in welcher den Chromatophoren eine integrierende Bedeutung für das Zustandekommen der Fluchtbewegung zugeschrieben wird, ist aber durch die Versuche HERTELS (36) widerlegt worden, denn auch HERTEL hat neben der direkten Wirkung der lokalen Bestrahlung auf die Pigmentzellen auch reflektorische Wirkungen beobachtet. Diese letzteren bestanden in einer Ausbreitung der Chromatophorenexpansion über den ganzen Körper und eine sich daran anschließende Fluchtbewegung. Aber diese Wirkungen traten nur bei Anwendung des ultravioletten Lichtes auf, das von allen Gewebselementen, also auch den Hautnerven, lebhaft absorbiert wird; sie fehlen vollständig bei Anwendung von blauem und gelbem Licht, dessen Wirkung an die Absorption durch die Chromatophoren gebunden ist. Ferner konnte HERTEL die gleichen Erfolge, diffuse Färbung und Fluchtbewegung, erzielen, wenn er eine pigmentzellenfreie Stelle lokal mit ultraviolettem Licht bestrahlte. Es sind demnach die Chromatophoren an dem Zustandekommen dieser Reflexe vollkommen unbeteiligt und STEINACHS irrige Deutung konnte nur dadurch zustande kommen, daß er mit Sonnenlicht, also einer ultraviolette Strahlen enthaltenden Lichtquelle die Versuche anstellte.

Endlich seien hier die Untersuchungen von FUCHS (29) erwähnt, die zwar von anderen Gesichtspunkten ausgehend unternommen wurden, aber gerade das Sonnenlicht als wirksamen Reiz verwendeten. Da es nach den Versuchen HERTELS einer neuen Untersuchung über die Wirksamkeit des Lichtes nicht mehr bedurfte, so verwandte FUCHS direktes Sonnenlicht, da es sich in seinen Versuchen gar nicht darum handelt zu entscheiden, ob die beobachtete Wirkung durch die ultravioletten

Strahlen oder andere Strahlen hervorgebracht worden sind. In den Versuchen von Fuchs handelt es sich um *Eledone* oder *Octopus*, denen auf der einen Seite der Mantelnerv durchschnitten war. Wurden diese Tiere dem Sonnenlicht ausgesetzt, so wurde in den ersten Tagen nach der Operation nur die normal innervierte Seite dunkel, während die Seite, deren Mantelnerv durchschnitten war, keine Lichtreaktion zeigte. Nach längerem, etwa 10—20 Minuten dauerndem Bedecken des Glasbassins, in welchem sich das Versuchstier befand, mit einem dunklen Tuch, ist das Tier vollständig abgeblaßt. Mehrere Tage nach der Operation zeigt aber auch die operierte Seite des Tieres starke Lichtreaktion bei Beleuchtung mit Sonnenlicht, beide Seiten sind dann gleich dunkel und man kann auf Grund der Farben nicht mehr entscheiden, welches die operierte Seite ist; aber ein Unterschied macht sich auch dann noch in der Reaktion sehr deutlich bemerkbar, indem die normal innervierte Seite viel rascher durch die Belichtung dunkel wird als jene, deren Mantelnerv durchschnitten ist. Daraus ist nun zu folgern, daß bei der im Sonnenlicht eintretenden Färbung der Reiz zuerst dem Zentralnervensystem zugeleitet wird und von hier aus reflektorisch die Expansion der Chromatophoren bewirkt. Offenbar ist das Auge beim Zustandekommen dieses Reflexes beteiligt, denn man müßte sonst eine andere zentripetale Reflexbahn suchen. Zunächst könnte man natürlich auch hier wieder an die Wirkung der ultravioletten Strahlen im Sonnenlicht denken, welche die zentripetalen Bahnen von ihren Endorganen aus erregen. Doch sprechen gegen diese Annahme manche gewichtige Bedenken. Denn ebenso wie die zentripetalen Nerven, bzw. deren Endorgane erregt werden, müßten auch die motorischen Chromatophorennerven in der Haut erregt werden; überdies haben Hertels Versuche gerade gezeigt, daß die lokale direkte Einwirkung des ultravioletten Lichtes früher eintritt als die allgemeine Ausbreitung der Färbung und die Ortsbewegung, welche beide auch Hertel als Reflex auffaßt. Die anderen Strahlen außer den ultravioletten kommen aber nach Hertels Versuchen für die Erregung der zentripetalen Bahn überhaupt nicht in Frage. Wollen wir daher das Auge an dem Zustandekommen des Reflexes als unbeteiligt ansehen, dann müßten wir auch das Zentralnervensystem für unbeteiligt erklären und nach einer peripheren Ursache für das raschere Eintreten der Lichtreaktion auf der normal innervierten Seite suchen. Es liegt nahe, daran zu denken, daß infolge der Nervendurchschneidung die Erregbarkeit der peripheren Chromatophorennerven bzw. der Chromato-



Fig. 18. *Eledone.* 4 Tage nach Durchschneidung des rechten Mantelnerven. Belichtung des lebenden Tieres. (Nach Fuchs.)

phoren abgenommen hat, und deshalb die Reaktion auf der normal innervierten Seite rascher vor sich geht als auf der operierten. Aber diese beiden Annahmen erweisen sich als unhaltbar. Die Nervenerregung scheidet auf Grund von Hertels Versuchen aus, denn ultraviolettes Licht wirkt auf atropinisierte Chromatophoren ebenso gut als auf normal innervierte, da es ja in der Chromatophore selbst angreift; es bliebe also nur noch eine Erregbarkeitsabnahme der Chromatophore selbst übrig zur Erklärung dieser zeitlichen Färbungsdifferenzen. Aber auch diese ist im höchsten Grade unwahrscheinlich, denn nach den Untersuchungen von Hofmann (38), die von Fuchs (29) bestätigt wurden, ist die elektrische, mechanische, sowie auch die chemische Erregbarkeit der Chromatophoren auf der operierten Seite wesentlich gesteigert. Daß die photische Erregbarkeit im Gegensatze hierzu gerade herabgesetzt sein soll, ist ganz und gar unwahrscheinlich. Da also nach diesen Ueberlegungen weder periphere Ursachen, noch eine von der Haut ausgehende zentripetale Erregung aufgefunden werden kann, welche das frühere Eintreten der Belichtungsreaktion auf der normal innervierten Seite zu erklären vermag, so bleibt als einzig möglicher Weg die optische Bahn übrig, so daß Steinachs Auffassung, die optischen Erregungen seien am Zustandekommen des Farbenwechsels infolge der Belichtung unbeteiligt, für das normale Tier gewiß nicht zutreffend ist. Damit ist natürlich die Möglichkeit des Farbenwechsels durch direkte Lichtwirkung auf die Chromatophore in keiner Weise in Abrede gestellt, aber es wäre ein über das Ziel weit Hinausschießen, wenn man die sehr große Bedeutung der optischen Erregungen für den Farbenwechsel leugnen wollte.

Da sich in den geschilderten Versuchen die Tiere auf einer ganz weißen Milchglasplatte befanden, und demnach im Sonnenlicht dunkel wurden, so zeigen diese Beobachtungen, daß die vielfach, so auch von Klemensiewicz (46) ausgesprochene Meinung, die Tiere passen sich willkürlich der Farbe des Grundes an, unhaltbar ist. Um eine Uebereinstimmung der Farben bzw. Helligkeiten des Tieres mit der des Grundes herbeizuführen, ist wahrscheinlich eine Reihe sich gegenseitig gesetzmäßig beeinflussender, reflektorischer, also unwillkürlicher Erregungen erforderlich, wozu unter anderem auch noch die von Steinach (72) untersuchten von den Saugnäpfen ausgehenden Färbungsreflexe kommen. Wenn aber ein Reiz in seiner Intensität die anderen sehr stark überwiegt, dann wird die Koordination der Reflexe gestört, und das Tier reagiert dann nur auf diesen besonders kräftigen Reiz. Schon Steinach hebt hervor, daß direktes Sonnenlicht den von den Saugnäpfen ausgehenden Reflextonus der Chromatophoren zu überwinden vermag. Alle Beobachtungen deuten darauf hin, daß die früher als willkürlich angesehene Farbenanpassung der Tiere an die Farbe des Grundes rein reflektorisch durch bestimmte äußere Reize hervorgebracht wird.

Zum Schluß dieser Ausführungen über das Verhalten der Chromatophoren nach photischen Reizen, möchte ich noch erwähnen, daß alle Beobachter, Steinach, Hertel und Fuchs die Wirksamkeit des Lichtes an toten Tieren, bzw. isolierten Hautstücken noch lange Zeit nach dem Tode des Tieres konstatieren konnten.

3. Reaktionsarten der Chromatophoren.

Die verschiedenen Arten der Gestaltsveränderung der Chromatophoren haben von allem Anfang an die Forscher lebhaft interessiert. Schon Sangiovanni (66) hebt hervor, daß die Farbenhöcker bei Reizung des lebenden Tieres an verschiedenen Stellen des Körpers mit ungleicher Geschwindigkeit erscheinen und verschwinden; sie bilden Flecke, welche ihren Platz wellenartig wechseln. Die Bewegungen der Chromatophoren werden schon von Sangiovanni mit den Pulsationen des Herzens verglichen, und von ihm rühren auch die Bezeichnungen Systole und Diastole der Chromatophoren her, ebenso vergleicht Wagner (79) die Bewegungen der Chromatophoren mit denen der Lymphherzen. Die Expansion erfolgt blitzschnell mit einem Ruck nach allen Seiten hin, die Retraktion ganz allmählich, wie bereits Harless (33) beschreibt, dessen Angaben von Boll (9), Fredericq (23), Klemensiewicz (46) u. a. bestätigt wurden. Der letztgenannte Autor hat die zuckenden Bewegungen auch an embryonalen Chromatophoren zum ersten Mal genauer beobachtet. Die zeitlichen Verhältnisse dieser Pulsationen wurden vielfach studiert, nach Wagner (78) vergeht zwischen Ausdehnung und Zusammenziehung ungefähr eine halbe Sekunde. Phisalix (58) hat an *Sepia, Loligo, Sepiola* und *Octopus* 80—100 Kontraktionen in der Minute beobachtet, die mit dem Absterben des Tieres immer langsamer werden und häufig tetanischen Charakter annehmen, so daß Tetani bis zu 10 Sekunden Dauer entstehen. Eingehende Beobachtungen über den Rhythmus der Pulsationen verdanken wir besonders Steinach (72), der beobachtete, daß der Rhythmus und Umfang der Pulsationen ein ganz regelmäßiger und für die verschiedenen Cephalopodenarten charakteristischer sei. *Eledone* zeigt z. B. an frischen Hautpräparaten 50—60, während des Absterbens 20 bis 30 Pulsationen in der Minute. Rascher sind die Pulsationen von *Sepiola*. Als wesentlich muß noch bemerkt werden, daß diese Pulsationen vollkommen unabhängig von den peristaltischen Bewegungen der Hautmuskeln sind. Außerdem hat Phisalix (58) eigenartige rasche Zitterbewegungen an den Chromatophoren beschrieben, die zu keiner eigentlichen Gestaltsveränderung führen, und die im Tode erlöschen; ebenso hören sie nach Mantelnervendurchschneidung oder Zerstörung des Zentralnervensystems auf. Es handelt sich dabei meiner Meinung nach um nichts anderes, als um ständige geringfügige Schwankungen des vom Zentralnervensystem ausgehenden Tonus der Chromatophoren.

Die Frage, welche der beiden Phasen, die der Retraktion oder Expansion, die aktive sei, war schon durch Brückes (10) Untersuchungen dahin entschieden worden, daß der Expansionszustand als der aktive anzusehen ist, indem die Spitzen der polygonal erscheinenden Zellen durch Kräfte hervorgerufen werden, welche an den Ecken der Zellen angreifen und sie auseinanderziehen, wobei sich die Zelle abflacht; die gleiche Anschauung vertritt auch Boll (9), nur Harting (34) hatte ohne irgendwelche genügende Beweise angenommen, daß die retrahierte Zelle das aktive Stadium darstellt.

Schon sehr frühzeitig war verschiedenen Forschern aufgefallen, daß häufig dunkel gefärbte Wolken über die Haut der Cephalopoden

dahinjagen, aber eine genauere Untersuchung dieses Phänomens beginnt erst mit den Arbeiten von Phisalix (58). Dieser Autor beschreibt am toten Tier eine „Wellenbewegung" der Chromatophoren, die an einem Punkt der Haut beginnt und sich von da aus nach einer oder mehreren Richtungen hin ausbreitet, infolge des anatomischen Zusammenhanges der einzelnen Chromatophoren durch ihre Muskelfasern. Dabei kann die Wellenbewegung gleichzeitig in benachbarten Gebieten auftreten und sich rhythmisch wiederholen. Unabhängig von dieser Wellenbewegung kommen auch Bewegungen einzelner Zellen oder Zellgruppen vor, doch sind diese Bewegungen nicht auf das tote Tier beschränkt, sondern sie lassen sich auch am lebenden Tier beobachten. Desgleichen hat Rabl (63) am absterbenden Tier wellenförmig sich ausbreitende Bewegung der Chromatophoren nach Berührung der Haut gesehen. Aehnliche Beobachtungen hat auch Steinach (72) an abgeschnittenen Armen oder aufgespannter Haut von *Eledone* und *Octopus* gesehen. Er nennt das Phänomen „Wellenspiel". Für die Fortpflanzung der Erregung nimmt Steinach einerseits die Anastomosen der Radiärmuskeln verschiedener Chromatophoren untereinander in Anspruch, andererseits die Verbindungen der Radiärmuskeln mit den Hautmuskeln. Namentlich an abgeschnittenen Armen, deren Nervensystem auf faradische Reizung nicht mehr reagierte, ist die wellenartige Ausbreitung der Erregung von der faradisch gereizten Hautstelle aus sehr deutlich zu beobachten. Außerdem tritt bei starker Reizung eine dauernde maximale Expansion der gereizten Stelle und langdauerndes Pulsieren deren Nachbarschaft ein. Die Disposition zur rhythmischen Erregung der Chromatophorenmuskeln ist aber nicht an allen Hautstellen und unter allen Bedingungen gleich. Einen bestimmten Grund für dieses wechselnde Verhalten hat Steinach nicht auffinden können, doch scheinen die Temperaturen des Wassers, sowie die Ermüdung des Präparates von Bedeutung dafür zu sein. Pulsationen bzw. Wellenspiel der Chromatophoren hat Steinach nach Induktionsschlägen, als Nachwirkung der Schließung eines konstanten Stromes, nach mechanischer Reizung (Kratzen mit einer Nadel etc., strammes Anspannen der Haut), chemischer (Kochsalzkristall), thermischer Reizung, sowie nach Austrocknung gesehen. Bei Einwirkung mäßiger Belichtung ist das Auftreten der Wellenphänomene an die spezifische, photische Erregbarkeit der Haut gebunden, welche sich nur im Dunklen erhält bezw. steigert, bei andauernder Helligkeit hingegen abnimmt oder auch ganz erlischt. Nur Sonnenlicht erweist sich hiervon unabhängig. Aus all diesen Beobachtungen schließt nun Steinach, „daß die Chromatophorenmuskeln durch die verschiedenartigsten Einwirkungen, auch durch nichtdiskontinuierliche Reize, selbst durch einen einzigen Reizimpuls (Induktionsschlag) zu rhythmischer Kontraktion veranlaßt werden".

Zweifellos hat Steinach unter seinem Wellenspiel und seinen Pulsationen verschiedene Bewegungsphänomene aus verschiedenen Ursachen zusammengefaßt, dafür spricht ja auch die wechselnde Disposition, die er nicht aufzuklären vermochte. Es war deshalb eine noch genauere Analyse dieser Bewegungen und ihrer Ursachen nötig, die durch die sehr sorgfältigen Untersuchungen von Hofmann geliefert wurde. Pulsieren der Chromatophoren während der Dauer der Reizung wurde von Hofmann (38) wiederholt beobachtet, aber davon

trennt er ganz scharf das „Wolkenwandern“, wie Hofmann das „Wellenspiel“ Steinachs benennt. Es ist keine normale Erscheinung, sondern tritt unter gewissen abnormen Bedingungen auf und wurde sowohl bei *Sepia* als auch bei *Eledone* und *Octopus* beobachtet. Unter gewissen Umständen expandieren einige Chromatophoren an einer Stelle der sonst bleichen Haut, so daß ein dunkler Fleck entsteht, von dem aus die Expansion der Chromatophoren in ganz unregelmäßiger Richtung, aber ausnahmslos kontinuierlich weiter wandert, ohne Ueberspringen einer Zwischenstelle vom Ursprungsort aus. Das Wolkenwandern kann auch an isolierten Hautstücken beobachtet werden und ist unabhängig vom Zentralnervensystem, es tritt fast nur an solchen Hautstellen auf, deren Nerven einige Tage vorher durchschnitten worden waren, während an nicht gelähmten Partien nur ganz rudimentäres Wolkenwandern zu beobachten ist. Besonders deutlich ist es nach Kohlensäurevergiftung der Haut. Es können sowohl lokal oder auch vom Nerven aus gereizte Stellen zum Ausgangspunkt des Wolkenwanderns werden, wobei das Wolkenwandern der in verschiedenen Höhen liegenden violetten und gelben Chromatophoren gesondert abläuft. Die Erregung pflanzt sich beim Wolkenwandern nur durch die letzten Endglieder des motorischen Apparates fort, wobei es allerdings wahrscheinlich ist, daß die Erregung auf einer nervösen Bahn weitergeleitet wird, da alle nervenlähmenden Gifte, wenn sie auf die Haut (Chloralhydrat) oder subkutan (Cocain, Atropin) appliziert werden, ungefähr zur selben Zeit, in welcher sie die direkte Reizbarkeit der Chromatophoren aufheben, auch das Wolkenwandern an ihrer Einwirkungsstelle zum Erlöschen bringen, so daß eine von der unvergifteten Haut her wandernde Wolke sich auf die vergiftete Stelle nicht mehr fortpflanzt. Eine Fortleitung der Erregung in einem kontinuierlichen Nervennetz, an die man zuerst denken könnte, findet aber beim Wolkenwandern nicht statt. Es wirkt vielmehr die Kontraktion der Chromatophorenmuskeln der einen Zelle als Dehnungsreiz auf die benachbarte, wobei der Dehnungsreiz sowohl an den benachbarten Nervengeflechten sowie Radiärmuskeln anderer Chromatophoren angreift, wobei Hofmann (41) die Beteiligung des Nervensystems ganz oder doch nahezu ganz ausgeschaltet wissen will und den Dehnungsreiz am muskulären Teil der „Myoneuraljunktion“ angreifen läßt. Diese Auffassung stützt Hofmann durch Versuche, in denen verdünnte Säuren auf normaler Sepiahaut die Reaktionsfähigkeit der Chromatophoren für den Dehnungsreiz erhöhen und zu gleicher Zeit die Fähigkeit zum Wolkenwandern auf ihr hervorrufen, das sonst auf frischer, nicht gelähmter Haut nicht auftritt. Uebrigens hat schon Steinach (72) darauf hingewiesen, daß Anspannen der Haut das Auftreten des Wolkenwanderns begünstigt; Hofmann konnte außerdem zeigen, daß die Geschwindigkeit des Wolkenwanderns bei Erhöhung der Temperatur zunimmt.

Es erübrigt, noch an dieser Stelle zweier besonderer Reaktionsarten der Chromatophoren zu gedenken, welche gleichfalls von Hofmann (39, 41) in ganz bestimmter Weise definiert worden sind, nämlich des „dauernden Lokaleffektes“ und des flüchtigen „ausgebreiteten Effektes“. Zunächst handelt es sich um Beobachtungen nach mechanischer Hautreizung. Der dauernde Lokaleffekt besteht darin, daß an einer bleichen, frisch gelähmten Hautstelle ein

mechanischer Reiz (z. B. Streichen mit einem stumpfen Glasstab) entweder sofort oder kurze Zeit nach der Reizung eine allmählich zunehmende Dunkelung der gereizten Stelle hervorbringt, die je nach der Stärke des Reizes bis mehrere Minuten bestehen bleiben kann, um allmählich zu verschwinden. Ein Ueberdauern der Reizwirkung ist von KLEMENSIEWICZ (46) auch an ungelähmten Stellen sowohl für mechanische. als auch elektrische Reize gelegentlich beobachtet worden. FREDERICQ (23) hat an *Octopus* nach vorhergegangener Nervendurchschneidung ein lange dauerndes Bestehenbleiben der Dunkelung an der gereizten Hautstelle nach Aufhören der elektrischen Hautreizung gesehen, so daß er Buchstaben und Linien mit den Elektroden auf die Haut zeichnen konnte, welche mehrere Minuten erhalten blieben. Auch ALBINI (1) beschreibt eine solche Dermographie nach leiser mechanischer Hautreizung, und HOFMANN (39) bildet einen solchen Versuch photographisch ab (Fig. 19). Auf der normal innervierten Seite ist der dauernde Lokaleffekt nach mechanischer Reizung sehr viel schwächer. Ferner tritt ein deutlicher Lokaleffekt nach dem Tode sowie nach Pelletierinvergiftung auf.

Eine andere eigenartige Reaktion der Chromotophoren ist der „flüchtige ausgebreitete Effekt“, der darin besteht, daß im Momente der mechanischen Reizung bestimmter Hautstellen plötzlich die Chromatophoren eines größeren Hautbezirkes expandieren, so daß ein die Reizstelle weit überschreitender dunkler Fleck entsteht. Bei momentaner Berührung verschwindet der ausgebreitete Effekt ebenso rasch, wie er entstand, während der durch stärkeren Druck hervorgebrachte Lokaleffekt noch lange fortbesteht. Der ausgebreitete mechanische Reizeffekt pflanzt sich nicht immer nach allen Seiten gleichmäßig fort, sondern erstreckt sich oft nach einer bestimmten Richtung hin, und ist nicht an allen Hautstellen in gleicher Weise zu erzeugen, außerdem tritt der Effekt manchmal an entfernt liegenden Chromatophorengruppen ein, ohne daß an den zwischen der Reizstelle und der entfernten Stelle liegenden Chromatophoren eine Reaktion wahrzunehmen war. Daraus schließt HOFMANN, daß es sich dabei um eine Erregung von Nervenbündeln handeln müsse, die vor dem Endplexus gelegen sind. Es kommt nach HOFMANN den Nervenfasern des Grundplexus eine erhöhte Erregbarkeit zu. Der ausgebreitete Effekt kann schon bei Drucken auftreten, die eine lokale Dauererregung noch nicht auszulösen vermögen, wie die Untersuchung der gelähmten Haut mit v. FREYschen Reizhaaren ergeben hat. Die elektrische Erregbarkeit der Nerven sowie der Haut selbst hat auf der normal innervierten wie auf der operierten Seite keinen Unterschied in bezug auf die Reizschwelle erkennen lassen, weshalb man eine spezifische Erhöhung der mechanischen Erregbarkeit annehmen muß. Uebrigens sei hier angeführt, daß HOFMANN



Fig. 19. *Sepia.* Links Mantelhälfte gelähmt. Das E durch mechanische Hautreizung erzeugt. (Nach HOFMANN.)

einen dauernden Lokaleffekt durch Nervenreizung nicht zu erzeugen vermochte. Bei *Loligo* war nach dem Tode auch ohne vorausgegangene Nervendurchschneidung sehr bald der flüchtig ausgebreitete Effekt zu beobachten.

Unter normalen Verhältnissen kontrahieren sich alle Radiärfasern einer Chromatophore gleichzeitig, wie bereits Phisalix (58) hervorhebt, so daß es sich um eine koordinierte Bewegung handelt, als ob sie von einem einzigen Muskel ausginge. Zur Erklärung dieser Erscheinung haben verschiedene Autoren auf die Anastomosen der Radiärfasern untereinander hingewiesen. Aber von einzelnen Beobachtern, so von Hofmann (38), sind auch unkoordinierte Bewegungen einzelner Radiärmuskeln beobachtet worden. So tritt bei *Loligo* nach dem Tode beim Liegen an der Luft Pulsieren der Chromatophoren auf, wobei sich nicht immer alle Radiärfasern gleichzeitig kontrahieren, sondern isolierte Kontraktionen einzelner Fasern vorkommen, woraus Hofmann schließt, daß keine Ausbreitung der Erregung von einer Faser zur andern stattfindet.

Im Zusammenhang mit den verschiedenen Reaktionsformen der Chromatophoren, sei auch jener Beobachtungen gedacht, die auf eine Ermüdung der Chromatophoren hinweisen. Auf Ermüdung führt Hofmann (38) die Erscheinung zurück, daß bei überschwelliger tetanischer Reizung der Haut nur zu Beginn eine Wirkung vorhanden ist, die mit der längeren Dauer der Reizung verschwindet, ferner kann bei wiederholten Reizungen auch die Anfangswirkung verloren gehen. Auch eine vollkommene Lähmung der Chromatophoren kommt als Nachwirkung nach starken Reizen vor, ja Hofmann gibt diese Methode als die sicherste an, um gefärbte Hautstücke vollkommen zum Erblassen zu bringen. Auch Fröhlich (26) hat bei seinen Untersuchungen über den Chromatophorentonus eine Reihe von Beobachtungen erwähnt, die auf Ermüdung hinweisen. Fröhlich geht sogar so weit, den nach Nervendurchschneidung auftretenden Chromatophorentonus als Entartungsreaktion, bzw. als eine Veränderung der Funktion infolge des Absterbens, der Ermüdung oder einer anderen Schädigung aufzufassen.

4. Kräfte der Formveränderung der Chromatophoren.

Wir wenden uns nun den Kräften zu, welche die Expansion und Retraktion der Chromatophoren bewirken. Nachdem nun die muskulöse Natur der Radiärfasern einwandfrei festgestellt ist (siehe Anatomie), wird wohl kaum noch jemand daran zweifeln, daß die Radiärfasern durch ihre Zusammenziehung die Expansion der Chromatophoren bedingen, und daß die Expansion die aktive Phase ist. Diese zuerst von Delle Chiaje (15) ausgesprochene Meinung wurde durch die Untersuchungen von Kölliker (47), Harless (33), Brücke (10), H. Müller (55), Carus (13), Leydig (51), Keferstein (44), Boll (9), P. Bert (6), Pouchet (62), Solger (71), Rabl (63), Steinach (72), Chun (16), Hofmann (37—41) und Fuchs (29) sichergestellt.

Von der gegenteiligen Meinung verdienen nur jene Arbeiten eine Erwähnung, welche die Expansion zwar nicht durch die Radiärmuskeln, sondern durch die Kontraktion der Hautmuskeln zustande kommen lassen, weil diese Möglichkeit ohne weiteres zugegeben werden könnte, ohne daß darum die Radiärfasern bindegewebiger

Natur zu sein brauchen. Die Chromatophorenexpansion wurde zuerst von DE LA FRENAYE (24) auf Bewegung der Hautmuskeln bezogen, ihm schließt sich CARUS (12), PELVET (56), sowie PHISALIX (57) in seiner ersten Arbeit (1886) JATTA (42) und v. UEXKÜLL (74) an. Letzterer spricht den Chromatophoren die direkte Reizbarkeit ab und hält sie überhaupt für nicht kontraktil, zumal es ihm nie gelungen sei, isolierte Chromatophorenbewegungen ohne Hautbewegungen bei Reizversuchen zu beobachten. Aber schon H. MÜLLER (55) hatte beobachtet, daß die Chromatophorenbewegung keineswegs immer mit Hautbewegungen verknüpft ist, ferner weist PHISALIX (58) direkt darauf hin, daß die langsamen, gedehnten, wurmförmigen Hautbewegungen keine Aehnlichkeit mit den blitzartigen Zuckungen der Chromatophoren haben. STEINACH (72) hat direkt isolierte spontane Chromatophorenbewegungen ohne Hautbewegungen beobachtet, desgleichen RABL (63) an absterbender Haut, ferner gelang es STEINACH auch, sie experimentell zu erzeugen. Aus STEINACHS (72) Untersuchungen geht hervor, daß die Reizschwelle für die Hautbewegung wesentlich niedriger liegt, als für jene der Chromatophoren, und daß dieses Verhalten sich während des Absterbens der Präparate noch schärfer markiert. Nach Verlauf von einigen Stunden kommt aber die Hautbewegung an abgeschnittenen Armen zum Stillstand, dann kann man die Chromatophoren durch verschiedene Reize zum Pulsieren bringen, ohne daß die Hautmuskulatur in Tätigkeit kommt. Trotzdem gestehen STEINACH (72) wie auch RABL (63) der Hautmuskulatur eine allerdings untergeordnete Bedeutung für die Hautfärbung bzw. Formveränderung der Chromatophoren zu.

Eine dritte Reihe von Autoren will sowohl die Expansion als auch die Retraktion durch Protoplasmabewegungen der Zelle oder amöboide Bewegung derselben zustande kommen lassen, ohne daß diese Anschauungen durch klare Deduktionen, geschweige denn durch Versuche gestützt wären. Diese Meinung vertreten mit verschiedenen kleinen, prinzipiell aber ganz unwesentlichen Modifikationen WAGNER (79), KELLER (45), HARTING (34), WALDEYER (80), GIROD (31) und JOUBIN (43).

Für die Retraktion der Chromatophoren nehmen seit HARLESS (33) alle Autoren, mit Ausnahme von CHUN (16) elastische Kräfte an, wobei sie diese Kräfte entweder in die Zellmembran (BRÜCKE, 10; LEYDIG, 51; KEFERSTEIN, 44), oder in den Zellkranz (BOLL, 9: SOLGER, 71; KLEMENSIEWICZ (46), oder in nicht näher differenzierte Basalzellen (GIROD, 31), oder ganz allgemein ins Zentrum der Zelle (POUCHET, 62) verlegen. Der erste, welcher dem Inhalt der Zelle selbst eine Kontraktilität zuschreibt, die für die Retraktion von Bedeutung sein dürfte, ist LEYDIG (51), ihm schließt sich KLEMENSIEWICZ (46) an, der besonders hervorhebt, daß für eine solche Auffassung die von ihm zuerst nach Tetanisieren beobachtete Pigmentballung zu Klumpen spricht. PHISALIX (59) spricht dem fibrillären Maschenwerk der Zelle die Fähigkeit zu, die Retraktion zu bewirken. Da RABL (63) den Zellkranz BOLLS (9) und alle ähnlichen Bildungen als nicht vorhanden nachwies, so können diese Gebilde auch keine Bedeutung für die Retraktion haben, die nach RABL von der elastischen Kraft der Zellmembran bewirkt wird. Aber die Zellmembran allein kann die Retraktion doch nicht bewirken, da sich das

Pigment noch weiter zusammenzieht, so daß die Pigmentkörnchen einer Strömung unterliegen, die vielleicht vom Nervensystem beeinflußt werden kann, wofür Rabl besonders die starke Blässe des Tieres bei Angst, sowie bei Strychninvergiftung zu sprechen scheint.

Schon frühzeitig fragte man sich, ob die Retraktion nicht auch durch Muskeln hervorgebracht werden könnte; aber da ein hierfür geeigneter Muskelapparat anatomisch nicht nachzuweisen war, begnügte man sich mit den elastischen Kräften der Zelle. Steinach (72) versuchte eine experimentelle Entscheidung der Frage herbeizuführen. Da bei direkter Hautreizung stets nur Expansion, niemals Retraktion auftrat und nach Zerstörung der Radiärfasern keine Retraktion als Erfolg elektrischer Reizung zu beobachten war, so hält Steinach muskuläre Kräfte für das Zustandekommen der Retraktion für ausgeschlossen. Aber Steinachs Experimente sind keineswegs streng beweisend, denn bei einem Ueberwiegen der Expansoren über die Retraktoren würde bei direkter Hautreizung immer nur eine Expansion auftreten, wenn man nicht komplizierte Hypothesen über verschiedenartige Erregbarkeit der beiden Muskelarten voraussetzen wollte. Auch die angeblich isolierte Zerstörung der Radiärmuskeln durch Einstechen einer Nadel erscheint nicht beweisend, weil bei diesem groben Eingriff in die motorischen Apparate gewiß etwa vorhandene retraktorische Muskelfasern in ihrer Funktion zum mindesten stark geschädigt sein müssen. Es wäre deshalb auf Grund der Steinachschen Versuche unmöglich, Chuns (16) Angabe, die muskulären Bogenfasern bewirken die Retraktion, zu entkräften, wenn nicht Hofmann (39) einen experimentellen Beweis dafür erbracht hätte. Das Ammoniak lähmt die glatten Muskeln der Chromatophoren vollständig, da aber an mit Ammoniak vergifteten Hautstücken eine vollkommene Retraktion der Chromatophoren eintritt, so glaubt Hofmann annehmen zu dürfen, daß die Bogenfasern Chuns an der Retraktion nicht beteiligt sind, sondern daß sie durch die elastischen Kräfte erfolge. Man könnte gegen diesen Vergiftungsversuch den allerdings sehr unwahrscheinlichen Einwand machen, daß die Retraktoren durch das Ammoniak nicht gelähmt werden, da viele Beispiele in der Physiologie bekannt sind, daß Beuger und Strecker in verschiedener Weise auf Reize bzw. auf Gifte reagieren, oder gegen schädigende Einflüsse eine verschiedene Widerstandsfähigkeit haben. Aber in diesen Fällen haben sich meist Differenzen im Bau der Muskelfasern auffinden lassen. Jedenfalls genügt die Existenz der Chunschen Bogenfasern noch nicht dazu, um ihnen eine sichtbare Formänderung zuschreiben zu müssen; denn aus den Reizversuchen von Fuchs (27) an den Blutgefäßen geht hervor, daß die Längsmuskeln der Gefäße, welche bei ihrer Kontraktion eine Verkürzung des Gefäßes herbeiführen sollten, eine solche im Leben doch nicht herbeiführen. Wir können dieses Verhalten nur auf Grund von entwicklungsmechanischen Ueberlegungen verstehen, die darauf hinauslaufen, daß die Muskeln unter Einwirkung bestimmter mechanischer Differenzierungsfaktoren entstehen, ohne Rücksicht darauf, ob später eine sichtbare Wirkung der Tätigkeit dieser Muskeln entspricht. Außerdem ist ja die Verkürzung nicht die einzige Tätigkeitsform der Muskeln; sie können Spannung produzieren (isometrische Kontraktion) und deshalb als fein abstufbare Widerstände funktionieren, die die Präzision bzw. Koordination der Be-

wegung der Radiärfasern wesentlich erhöhen, ganz wie das Verhalten von Agonisten und Antagonisten bei einer bestimmten Bewegung. Es ist aber unwahrscheinlich, daß die Bogenfasern allein, ohne die Radiärfasern in Tätigkeit versetzt werden können, dafür fehlen bisher alle Beweise.

5. Direkte Reizung der Chromatophoren.

Die Chromatophoren sind direkt reizbar durch mechanische, elektrische, thermische, photische und chemische Einwirkungen. Von der Wirksamkeit des Lichtes wurde bereits gesprochen. Hier soll aber zunächst das Verhalten der Chromatophoren gegenüber mechanischen Reizen genauer behandelt werden. Daß Berührung des lebenden Tieres ein sehr schönes Farbenspiel auslöst, hat schon WAGNER (78) bei *Octopus* nach Stoßen des Tieres mit dem Finger gesehen. Das gewöhnlich gelbe Tier wird dunkel rostbraun, wobei bald dunkle Flecken und Bänder auftreten, oder das ganze Tier wird gleichmäßig dunkel. Die Verdunkelung des Tieres nach mechanischer Reizung wurde von allen späteren Beobachtern bestätigt (DARWIN, 20; HARLESS, 33; FREDERICQ, 23; KLEMENSIEWICZ, 46; PHISALIX, 58, 61; STEINACH, 72; KELLER, 45; HOFMANN, 38 u. a.). Eine bisher allerdings nicht bestätigte Eigenartigkeit mechanischer Reizung beschreibt ALBINI (1), nach dessen Beobachtung ein dunkler Tintenfisch durch leichtes Streichen an der berührten Stelle hell und ein blasses Tier dunkel werden soll. Da diese Wirkungen der mechanischen Reizung einige Zeit anhalten, so gelang es ALBINI Figuren als positive und negative auf die Haut zu schreiben. Eine befriedigende Erklärung dieser Versuche läßt sich zurzeit nicht geben, und es bleibt überdies noch abzuwarten, ob sich ALBINIS Versuche nicht als Zufälligkeiten oder mangelhafte Beobachtungen herausstellen sollten. Daß auch bei aus der Eihülle befreiten Embryonen jede Berührung der Haut eine Verdunklung hervorruft, hat auch KLEMENSIEWICZ (46) beobachtet, ferner hat er an abgezogenen Hautstücken erwachsener Tiere die gleiche Wirksamkeit der mechanischen Reizung konstatiert.

Die Erhöhung der mechanischen Erregbarkeit nach dem Tode und während des Absterbens war wohl zuerst von SANGIOVANNI (66) beobachtet worden, der angibt, daß Anblasen oder Berühren des toten Tieres eine deutliche Bewegung der Farbenhöcker hervorbringt. KELLER (45) sah, daß an absterbenden außerhalb des Wassers befindlichen Tieren bei Berührung der Haut mit dem Finger ein silhouettenartiger Abdruck des Fingers entsteht; das wäre die erste Erwähnung eines dauernden Lokaleffektes im Sinne HOFMANNS. Die Steigerung der mechanischen Erregbarkeit nach Mantelnervendurchschneidung wurde zuerst von KLEMENSIEWICZ (46) beobachtet und durch die Untersuchungen von HOFMANN (38) (Lokaleffekt) und FUCHS (29) vielfach bestätigt; ferner hat PHISALIX (58, 61) an toten Tieren oder nach Durchschneidung des Mantelnerven Pulsieren der Chromatophoren auf einen einzelnen mechanischen Reiz beobachtet, und STEINACH (72) hat noch besonders auf die Bedeutung der Dehnung der Haut für das Zustandekommen des Wellenspieles hingewiesen. Da alle diese Beobachtungen weiter oben bereits ausführlich dargestellt sind, genügt hier dieser kurze Hinweis. Zum Schluß über die Wirkung der mechanischen Reizung soll noch eine

bisher nicht bestätigte Beobachtung von Phisalix (61) erwähnt werden, wonach eine mechanische Reizung des durch vorausgegangene Reizungen ermüdeten Tieres ein Blaßwerden der Haut hervorruft. Die dabei auftretende Blässe ist so stark, daß man nach Phisalix eine aktive Verkleinerung der Chromatophoren durch zirkuläre Fasern annehmen könnte.

Wir wenden uns nun zu dem Verhalten der Chromatophoren bei elektrischer Reizung. Darwin (20) war der erste, der einen elektrischen Reizversuch an Cephalopoden angestellt hat, den er in seiner „Reise" folgendermaßen beschreibt: „Unterwarf man irgend einen Teil einer leichten Einwirkung des Galvanismus, so wurde er fast ganz schwarz." Die Verdunklung der gereizten Hautstellen wurde von allen späteren Beobachtern (Brücke, 10; Keller, 45; Fredericq, 23; Klemensiewicz 46; Pouchet, 62; Krukenberg, 49; Phisalix, 58; Steinach, 72; Hofmann, 38, 40; Fuchs, 29) gesehen, ja Klemensiewicz (46) hat sogar einzelne Chromatophoren in der Hülle der Eingeweide durch elektrische Reizung zur Expansion gebracht. Außerdem hat Klemensiewicz den Erfolg der elektrischen Reizung an isolierten Hautstücken von *Loligo* unter dem Mikroskop sehr eingehend studiert. Auf jeden Oeffnungs- oder Schließungsinduktionsschlag erfolgt eine nur einmalige Expansion der Chromatophoren, während bei tetanischer Reizung meist, aber nicht immer, eine dauernde Expansion zu erzielen war. Bei verschiedenen Chromatophoren wirkt der gleiche Reiz verschieden stark. Durch maximale tetanische Reizung zieht sich das Pigment innerhalb des Pigmentkörpers zu einzelnen unregelmäßigen Ballen zusammen und löst sich von der Peripherie ab, an der nur eine Reihe von Pigmentkörnchen haften bleiben. Dieser Vorgang unterscheidet sich von der eigentlichen Expansion vor allem dadurch, daß er sich sehr langsam vollzieht. Auf Grund der tetanischen Reizversuche glaubt Klemensiewicz die Existenz einer besonderen Hülle um den Pigmentkörper annehmen zu müssen, von der sich bei den maximal gereizten Chromatophoren die Pigmentmasse loslöst, dabei kann die letztere in zwei oder mehrere Teile zerreißen, welche mit Zurücklassung eines pigmentfreien Raumes nach verschiedenen Richtungen auseinander gezerrt werden. Auch embryonale Chromatophoren sind elektrisch reizbar, sie zeigen blitzartige Zuckungen, die auch an erwachsenen Chromatophoren vorkommen. Aber auch die nach elektrischer Reizung zu beobachtenden Nachwirkungen waren Klemensiewicz nicht entgangen, denn er erwähnt, daß manchmal nach Aufhören des Reizes die Expansion weiter bestehen blieb, und nach einer einmaligen elektrischen Reizung Pulsieren der Chromatophoren beobachtet wurde. Endlich möchte ich aus den Beobachtungen von Klemensiewicz noch hervorheben, daß die elektrische Reizung an Hautstücken, deren Chromatophoren keine spontanen Bewegungen mehr zeigen, normale Expansionen hervorzurufen vermag. Die Nachwirkung der elektrischen Reizung am toten Tier, dessen Nerven schon abgestorben waren, wurde auch von Fredericq (23) sorgfältig beobachtet, welcher, wie bereits erwähnt, mehrere Minuten bestehen bleibende Zeichnungen (Dermographie) auf diesem Wege erzeugen konnte. Die Dunkelung erstreckt sich aber über die direkt gereizte Hautstelle in deren Umgebung hinaus, jedoch bleibt die direkt gereizte Stelle länger dunkel als die anderen Stellen. Steinach (72) hat an abgeschnittenen Armen,

deren Nervensystem auf elektrische Reize nicht mehr reagierte, durch faradische Reizung wellenartig sich ausbreitende Expansionen der Chromatophoren beobachtet; bei starker Reizung tritt ein dauerndes Pulsieren der gereizten Stelle auf. Die Schließung eines mittelstarken konstanten Stromes bewirkt ein Dunkelwerden sowie Zusammenziehung der Haut, die von Pulsationen der Chromatophoren überdauert wird, welche auch auf nicht durchströmte Gebiete übergreifen. Bei sehr starken Kettenströmen ist eine Dauerkontraktion, Expansion der Chromatophoren an der Kathodenseite zu konstatieren. Endlich sei nochmals auf die Ermüdungserscheinungen hingewiesen, welche HOFMANN nach elektrischer Reizung beobachtet hat (s. oben), auch gelang es HOFMANN (38) an Präparaten, welche auf Nervenreizung nicht mehr reagierten, bei direkter Hautreizung an der Reizstelle selbst, sowie in vollkommen davon isolierten Bezirken Expansion der Chromatophoren zu erzeugen. Daß v. UEXKÜLL (74) die direkte elektrische Erregbarkeit der Chromatophoren leugnet, wurde schon mehrfach erwähnt und sei hier nur der Vollständigkeit halber und als Kuriosum angeführt.

Umfangreichere systematische Untersuchungen über die thermische Reizbarkeit der Chromatophoren wurden nicht angestellt, aber viele Autoren haben gelegentliche derartige Versuche oder Beobachtungen erwähnt. PAUL BERT (6) beschreibt, daß ein in warmes Seewasser getauchter Tintenfisch dunkel werde, infolge der sofort eintretenden Totenstarre der Chromatophoren, auch FREDERICQ (23) gibt an, daß die Chromatophoren thermisch reizbar sind, weil beim Annähern eines warmen Gegenstandes, z. B. einer brennenden Zigarre, dunkle Flecke auf der Haut auftreten. Diese Versuche sind aber keineswegs beweisend, da chemische Reize nicht ausgeschlossen sind. Ferner beobachtete PHISALIX (61), daß blasse tote Sepien beim Einbringen in 44° warmes Seewasser rhythmische Wellenbewegung der Chromatophoren zeigen, welche dann selbst außerhalb des Wassers noch einige Zeit bestehen bleibt. Bei 48° sterben die Chromatophoren im Expansionsstadium ab. Die Wirkung der Wärme auf das lebende Tier ist eine entgegengesetzte, wie auf das tote, denn bei allmählicher Erwärmung des Seewassers sterben die Sepien im hellen Zustand. Diese Deutung der Erwärmungsversuche am lebenden Tier ist aber keineswegs zulässig, weil schon FREDERICQ (23) und später FUCHS (29) darauf hingewiesen haben, daß bei Krankheit, schlechtem Befinden des Tieres, Hunger oder unmittelbar vor dem Tode die Tiere erblassen. An abgeschnittenen Armen, deren zentrales Nervensystem nicht mehr direkt erregbar war, konnte STEINACH (72) durch plötzliche und kurzdauernde Berührung mit einer heißen Nadel Aufblitzen der Chromatophoren im Umkreis der Berührungsstelle, sowie Pulsieren erzeugen. Die berührte Stelle selbst bleibt weiß, da hier die Muskeln durch die starke anhaltende Erhitzung geschädigt werden. Aufsetzen einer unerwärmten Nadel hatte keinen Erfolg. Auch die Versuche STEINACHS können die thermische Reizbarkeit der Chromatophoren nicht streng beweisen, denn durch das Aufsetzen der heißen Nadel wird nicht nur das Gewebe an der Berührungsstelle zerstört, sondern die Schädigung pflanzt sich weit über die Berührungsstelle hinaus fort. Durch diese starken Reize können die Chromatophorennerven in der Peripherie erregt werden, denn wenn durch elektrische Reizung des Achsen-

stranges, der doch ein Zentralnervensystem darstellt, keine Chromatophorenbewegung mehr zu erzielen ist, so darf daraus keineswegs gefolgert werden, daß auch die Erregbarkeit der peripheren Nerven erloschen ist, wie es Steinach tut. Denn sowohl Baglioni (3) als auch Fuchs (29) haben besonders an Cephalopoden den Nachweis geführt, daß das Zentralnervensystem viel früher abstirbt als die peripheren Nerven. Dieses ist überhaupt der prinzipielle Einwand, der gegen alle Steinachschen Versuche an abgeschnittenen Armen gemacht werden muß, soweit Steinach glaubt, hier handle es sich um eine Ausschaltung des gesamten Nervensystems (Degenerationsmethode).

Kehren wir wieder zur Frage der thermischen Reizbarkeit zurück, so müssen wir sagen, daß eine solche auch dann noch nicht aus Steinachs (72) Versuchen gefolgert werden könnte, selbst wenn alle Nerven degeneriert wären. Denn durch das Aufsetzen der heißen Nadel wird der Wassergehalt der Gewebe im Umkreis der Berührungsstelle einer sehr steilen Schwankung unterworfen, indem eine starke Austrocknung eintritt, von der wir ja wissen, daß sie ein sehr starker Reiz für alle erregbaren Gewebe ist. Gerade dieser Punkt ist bei den meisten sogenannten thermischen Reizversuchen, nicht nur an Cephalopoden, sondern überhaupt, außer acht gelassen worden, so daß es fraglich erscheinen muß, ob die Wärme oder die Veränderung des Wassergehaltes (osmotischer Reiz, Fuchs) das Wirksame ist. Ja, dieser Einwand läßt sich bis zu einem gewissen Grade auch gegen jene Versuche erheben, in denen zu den Reizversuchen verschieden temperierte Salzlösungen, insbesondere eine so hochmolekulare Lösung, wie sie das Seewasser darstellt, verwendet wurden. Denn mit der Temperatur verändert sich der Dissoziationsgrad der Lösung und damit ihr osmotischer Druck, so daß Lösungen, die bei 15° isotonisch sind, bei 30 und 40° bereits stark hypertonische Eigenschaften haben. Deshalb bedarf die ganze Lehre von der thermischen Reizbarkeit einer erneuten exakten Untersuchung, welche die erwähnten Fehlerquellen berücksichtigt.

Hofmann (39) hat im Anschluß an seine Untersuchungen über den peripherogenen Tonus der Chromatophoren (s. später) auch den Einfluß der Temperatur auf den Expansionszustand der Zellen untersucht. Dabei erwiesen sich mächtige Temperaturschwankungen nicht deutlich wirksam, dagegen brachte Annäherung eines heißen Gegenstandes eine deutliche Erregung hervor, wie bereits Steinach und Fredericq gesehen hatten. Hofmann beobachtete eine flüchtige Erregung und eventuell Wolkenwandern beim raschen Uebertragen von *Sepia*-Haut aus 16° warmen Seewassers in solches von 30—35°. Bei Abkühlung der Haut von 30° auf 16° bleichte sie zunächst aus und wurde dann allmählich wieder dunkler. Diese Erscheinungen waren auf der Seite, deren Nerven durchschnitten waren, stets deutlicher als auf der normal innervierten Seite. Nach Hofmanns Versuchen erweist sich ein rascher Temperaturwechsel anders wirksam als die Wirkung einer anhaltend gleichen Temperatur. Im ersteren Falle tritt beim Erwärmen Expansion, beim Abkühlen Retraktion der Chromatophoren auf, im letzteren Falle dagegen Bleichung in der Wärme, Expansion (Dunkelung) in der Kälte. Die rasche Temperaturänderung betrachtet Hofmann als Reiz im gewöhnlichen Sinne, während der Einfluß

dauernd gleichmäßiger Temperaturen auf eine Umstimmung der erregbaren Substanz zurückgeführt wird, welche bewirkt, daß andere Reize eine größere oder geringere Wirksamkeit erhalten. Auch diese Versuche Hofmanns haben nach dem oben Angeführten keinen strengen Beweis dafür erbracht, daß die Temperatur und nicht der osmotische Reiz der wirksame war. Beim raschen Temperaturwechsel haben wir eine steile Schwankung des osmotischen Reizes, indem beim Uebergang aus dem kälteren in das warme Wasser die Zellen plötzlich in eine hypertonische Lösung gebracht werden, die stark reizend wirken könnte und deshalb Verdunkelung (Expansion) hervorrufen könnte. Beim Zurückbringen in die kältere isotonische Lösung hört natürlich der Reiz auf, die Zellen kehren zum Ruhestadium (Retraktion, Blässe) zurück. Bleiben die Zellen lange Zeit in einer hypertonischen Lösung, dann tritt allmählich ein osmotisches Gleichgewicht zwischen den Zellen und dem umgebenden Medium ein, der Wassergehalt der Zellen ist geringer geworden, und in diesem geringeren Quellungszustand sind die Zellen etwas geschrumpft, also kleiner und erscheinen deshalb blasser, im kalten Wasser haben die Zellen entweder ihren normalen mittleren oder je nach der Temperatur sogar einen höheren Quellungsgrad, sie sind größer und erscheinen dunkler. Jedenfalls brauchen wir bei Berücksichtigung der osmotischen Reize keine komplizierte Umstimmung, welche die Wirkung anderer hypothetischer Reize verändern soll, wir können hier mit einer direkten Wirkung des Reizes auf die Chromatophoren auskommen zur Erklärung der beobachteten Erscheinungen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die osmotischen Reize auch beim Farbenwechsel der freilebenden Tiere eine große Rolle spielen, da der Salzgehalt und die Dissoziation des Meerwassers an verschiedenen Orten ein verschiedener ist, namentlich an Orten, wo Wasserpflanzen sich befinden, wobei allerdings noch Veränderungen des Wassers rein chemischer, nicht osmotischer Natur in Frage kommen. Ferner ist zu bedenken, daß die absoluten Konzentrationen gar keine großen Schwankungen aufzuweisen brauchen, weil osmotische Reize sehr wirksam sind. Jedenfalls geht aus diesen Ueberlegungen hervor, daß die Untersuchung der osmotischen Reize in bezug auf den Farbenwechsel eine wesentliche Lücke unserer Erkenntnis auszufüllen berufen ist.

Daß osmotische Reize auch auf die Chromatophoren eine sehr intensive Wirkung ausüben, geht aus der zuerst von Paul Bert (6) gemachten Beobachtung hervor, daß Cephalopoden beim Einbringen in süßes Wasser intensiv dunkel werden. Diese Beobachtung wurde von Yung (81) bestätigt und dahin erweitert, daß im Süßwasser ein lebhaftes Farbenspiel, ein Aufblitzen und Retrahieren (Pulsieren) der Chromatophoren eintritt. In einem anderen Falle wurde zuerst ein Erblassen und darauffolgende unregelmäßige Expansionen und Retraktionen der Chromatophoren beobachtet. Ferner gibt Phisalix (58) an, daß Süßwasser einen starken Krampf der Chromatophoren erzeugt, die Tiere bleiben im Tode ganz schwarz; hier wäre auch die Reizwirkung anzuführen, die Steinach (72) beim Auflegen von Kochsalzkristallen auf die Haut gesehen hat.

6. Wirkung von Sauerstoff und Kohlendioxyd.

Die oben bereits angedeutete Bedeutung rein chemischer Reize für das Zustandekommen des Farbenwechsels der freilebenden Tiere

ist bei allen bisherigen Untersuchungen niemals der Ausgangspunkt der Fragestellung über die Wirkung chemischer Reize auf die Chromatophoren gewesen. Dennoch besitzen wir eine große Reihe von Untersuchungen, welche die Wirkung chemischer Agentien auf die Chromatophoren dartun. Insbesondere waren es verschiedene Alkaloide, sowie andere Substanzen, welche sich als Muskel-, Nerven- oder Protoplasmagifte wirksam erwiesen haben und gerade deshalb in ihrer Wirkung auf die Chromatophoren untersucht wurden. In diesen Experimenten traten aber die allgemein biologischen Gesichtspunkte gegenüber den ganz speziell engumgrenzten physiologischen, bzw. toxikologischen Fragestellungen vollkommen zurück.

Schon bei Carus (12) begegnen wir der Angabe, daß tote *Loligines* durch die Einwirkung des Luftsauerstoffes dunkel werden. Fredericq (23) beobachtete an lebenden Tieren bei Luftmangel ein Erblassen, dagegen zeigten tote Tiere bei Luftzutritt, sowie bei Austrocknung ein lebhaftes Chromatophorenspiel, welches auch an abgeschnittenen Armen sich ausbildet, eine Beobachtung, die von Steinach (72) für das Austrocknen der Präparate bestätigt wird. Bei der Austrocknung unterstützen sich aber zwei gleichsinnig wirkende Reize, nämlich die Sauerstoffwirkung und der osmotische Reiz, denn Versuche über die Wirkung der Austrocknung in einer sauerstofffreien Atmosphäre sind bisher noch nicht angestellt worden. Am eingehendsten sind die Wirkungen des Sauerstoffs und des Kohlendioxyds auf die Chromatophoren von Hofmann (38) studiert worden. Läßt man abgetrennte Arme von *Eledone* oder *Octopus* vor Eintrocknung geschützt am Licht liegen, so sind nach $^1/_2$—1 Stunde jene Hautstellen, welche der Unterlage aufliegen, ganz bleich, während die mit der Luft in Berührung stehenden Teile dunkel sind. Wird ein auf einem Brettchen ausgespanntes Stück *Octopus*-Haut zur Hälfte in Seewasser getaucht, die andere Hälfte an der Luft gelassen, so bleicht das im Wasser befindliche Hautstück aus, das andere färbt sich dunkel; der gebleichte Teil wird bei nachheriger Berührung mit Luft dunkel. Endlich bedeckte Hofmann ein abgetrenntes größeres Hautstück an einer Stelle mit einem leichten Deckgläschen, so daß an dieser Stelle der Sauerstoffzutritt zur Haut abgesperrt war, während der übrige Teil mit dem Luftsauerstoff in freier Berührung stand. Bei diesem Versuch zeigte sich, daß die Hautstelle unter dem Deckglase abblaßte, während die übrige Haut dunkel wurde. Hofmann deutet diese Versuche so, daß der Sauerstoffmangel die Bleichung der Haut bedingt. Um diese Auffassung zu stützen, schloß Hofmann in anderen Versuchen eine kleine Luftblase unter dem Deckglas mit ein und konnte beobachten, daß sich an der Stelle der Blase noch lange Zeit ein dunkler Fleck erhielt, während die übrige Haut unter dem Deckglase bereits abgeblaßt war. Ferner weist Hofmann darauf hin, daß ein etwa 1 mm breiter Saum vom Rande der bedeckten Partie dunkel war, weil dahin noch genügend Sauerstoff diffundieren konnte. Ganz streng beweisend sind diese Versuche doch nicht, denn immer ist ein Teil mit Luft in Berührung, während es der andere nicht ist, sodaß sich doch Verschiedenheiten im Wassergehalt der verglichenen Hautstücke ergeben könnten, wodurch osmotische Reizungen nicht vollkommen ausgeschlossen erscheinen. Läßt man zu einer an der Luft dunkel gewordenen Haut

Kohlendioxyd zuströmen, so tritt, namentlich dann, wenn die Nerven vorher längere Zeit gelähmt waren, eine zunehmende Dunkelung ein, der Wolkenwanderung folgt. Dabei wird die Haut immer blässer und gelblicher und bleicht endlich bei reichlicher Kohlendioxydzufuhr ganz aus, wobei das Wolkenwandern erloschen ist. Bei neuerlicher Luftzufuhr tritt wieder Wolkenwandern ein. Das Gelbwerden der Haut beruht darauf, daß die dunkelvioletten Chromatophoren der Sepiahaut sich zuerst retrahieren, während die gelben noch expandiert sind; auch an den gelben Chromatophoren tritt später Wolkenwandern ein. Hofmann schreibt nun auf Grund dieses Versuches dem Kohlendioxyd eine komplizierte Wirkung auf die Chromatophoren zu, indem das Kohlendioxyd anfangs, solange noch genügend Sauerstoff vorhanden ist, erregend wirkt, ja sogar eine Dauererregung der Chromatophorenmuskeln hervorzubringen vermag, während es in hoher Konzentration lähmend wirkt, wobei für die Bleichung der mit Kohlendioxyd behandelten Hautstücke auch noch der Sauerstoffmangel als unterstützendes Moment mit in Frage kommen könnte. Für die erregende Wirkung der Kohlensäure im Anfangsstadium führt Hofmann weiter an, daß bei Verdrängung der über dem Wasser befindlichen Luft eines Bassins durch Kohlendioxyd die Tiere in diesem Bassin eine auffallende Dunkelung der längere Zeit vorher durch Nervendurchschneidung gelähmten Hautpartie aufweisen. Ich glaube, daß die anfänglich erregende Wirkung des Kohlendioxyds auf die Chromatophoren durch die sehr interessanten Versuche Hofmanns doch nicht streng bewiesen ist, denn auch hier können osmotische Reize die Expansion der Chromatophoren bzw. das Wolkenwandern herbeigeführt haben, da ja ein ständiger Kohlensäurestrom über das Präparat hinwegstrich und Wasser den Geweben entzogen haben könnte; erst wenn die Chromatophoren durch die genügende Menge Kohlensäure gelähmt waren, hörte die Reizwirkung der Austrocknung auf. Der Versuch mit der Luftverdrängung im Bassin durch Kohlensäure kann keineswegs zur Entscheidung dieser Frage herangezogen werden, denn dabei handelt es sich um lebende Tiere, die durch die Luftverdrängung in einen Zustand von Dyspnoe versetzt wurden. Wir wissen aber aus den Versuchen von Rosenthal (64) und anderen, daß jeder Sauerstoffmangel zuerst eine starke Erregung aller lebenden Zellen, besonders des Zentralnervensystems herbeiführt, so daß also hier nicht auf eine erregende Wirkung der Kohlensäure geschlossen werden kann. Endlich kommt für die Zuleitung der Kohlensäure zur Haut noch ein Moment in Frage, das nach Hofmanns Darstellung nicht ausgeschlossen erscheint, nämlich ob das Kohlendioxyd frei von Salzsäuredämpfen war, wenn eventuell ein Kippscher Appart in der üblichen Weise zur Kohlendioxyd-Darstellung benutzt wurde? Wir wissen bereits seit den Untersuchungen Fredericqs (23), daß Mineralsäuren in außerordentlich schwachen Konzentrationen auf die Chromatophoren stark reizend wirken. Solange diese Einwände nicht vollkommen widerlegt sind, kann die direkte Reizwirkung des Kohlendioxyds auf die Chromatophoren nicht als vollkommen erwiesen gelten. Endlich müssen hier noch Versuche von Phisalix (58) erwähnt werden, welche den Einfluß der Blutzirkulation auf die Chromatophoren dartun. Nach Unterbindung der Aorta am Halse

treten Krämpfe mit gleichzeitiger Expansion der Chromatophoren auf, ferner fehlen nach Durchschneidung der Aorta die zarten Zitterbewegungen der Chromatophoren, welche sonst während des Lebens zu beobachten sind; die Reflexe von Seiten der Chromatophoren sind bereits zu einer Zeit erloschen, wo andere Reflexe noch auslösbar sind; ferner hat eine Anämie (?) infolge lange dauernden Aufenthaltes der Tiere im Aquarium die gleichen Erfolge wie die Aortendurchschneidung. Es handelt sich wohl um eine Folge der mangelhaften Ernährung der Tiere in der Gefangenschaft, ein Faktor, der Phisalix nicht unbekannt ist.

7. Chemische Reizung der Chromatophoren.

Die Versuche über die Wirkung verschiedener chemischer Reize haben vielfach einander widersprechende Resultate ergeben, vor allem deshalb, weil die einen Autoren die zu untersuchenden Substanzen direckt auf die Haut oder abgelöste Hautstücke brachten, andere in die Blutbahn des Tieres oder subkutan injizierten und noch andere die Versuchstiere in Seewasser setzten, das die zu untersuchenden Substanzen enthielt. Ja, man findet sogar bei demselben Autor mehrfach sich widersprechende Angaben, wie z. B. bei Krukenberg (49), so daß natürlich jede Würdigung solcher Versuche illusorisch gemacht wird. Uebereinstimmend lauten die Angaben über die Säurewirkung, welche nach allen Autoren (Fredericq, 23, Klemensiewicz, 46, Yung, 81, Hofmann, 41) eine starke Expansionswirkung entfaltet. Untersucht wurde die Salpetersäure und Salzsäure. Von anorganischen Körpern wurden von Yung (81) das Ammoniak, das im Augenblick des Todes bei *Eledone* Dunkelung hervorruft, dann Sublimat, welches das Chromatophorenspiel lähmt, wobei die Chromatophoren stark expandiert sind, ferner Arsenik, das ein Erblassen der Haut hervorruft, untersucht.

Die erste Angabe über die Einwirkung organischer Substanzen findet sich bereits bei Wagner (78), welcher angibt, daß Alkohol zunächst das Chromatophorenspiel stärker werden läßt, dann aber nach einiger Zeit zum Erlöschen bringt. Da es sich in Wagners Versuchen offenbar um die wasserentziehende Wirkung starken Alkohols handelt, so sind diese Versuche zur Beurteilung einer spezifischen Wirkung des Alkohols unbrauchbar. Krukenberg (49) beschreibt eine momentan eintretende Lähmung der Chromatophoren in Expansionsstellung nach Chloroform-, Aether- und Alkoholeinwirkung, wobei diese Substanzen direkt an den Radiärmuskeln angreifen, weil durch Atropin und Strychnin blaß gewordene Hautstücke durch die genannten Substanzen dunkel werden. Die Aether- und Chloroformwirkung kann durch Auswaschen der Haut oder Einbringen der Tiere in Seewasser wieder rückgängig gemacht werden. Klemensiewicz (46) hat durch Amylnitritdämpfe eine Aufhellung der Versuchstiere gesehen, die nach Aufhören der Einwirkung der Dämpfe einer Dunklung weicht. An isolierten Hautstücken von *Loligo* und *Eledone* wird durch das Amylnitrit ein lebhaftes Chromatophorenspiel hervorgerufen, das mit einer Retraktion des Pigmentes endigt.

Von den Körpern der aromatischen Reihe wurde von Krukenberg (49) die Wirkung des Kampfers untersucht, der eine Läh-

mung der Radiärmuskel im erschlafften Zustand herbeiführt. So wird *Eledone* in einer Kampferatmosphäre blaß. Die Kampferwirkung läßt sich durch andere Gifte nicht beseitigen, wohl aber läßt sie sich durch Auswaschen zum Verschwinden bringen. Kampfer wirkt auch in gleicher Weise auf abgetrennte Hautstücke.

Die umfangreichsten Versuche wurden über die Wirkung der verschiedenen Alkaloide angestellt; und zwar wurde zuerst von Paul Bert (6) das Kurare untersucht, das auf der Haut von *Sepia* Erblassen hervorrufen sollte. Klemensiewicz (46) konnte vom Kurare weder nach subkutaner Injektion, noch nach Einbringen der Tiere in kurarehaltiges Seewasser einen Erfolg beobachten. Auch Krukenberg (49) findet, daß Kurare unsicher wirkt. Nach Kurarevergiftung gestorbene Tiere sind dunkel, desgleichen abgetrennte Hautstücke, die mit Kurare behandelt worden sind, es färbt die durch Strychnin oder Atropin gebleichten Hautstücke dunkel. Im Gegensatz zu diesen Beobachtungen führt Yung (81) an, daß nach Kurareeinwirkung die Chromatophoren ihre Fähigkeit, zu expandieren, verloren haben. Bei Einbringung des Giftes in die Arteria cephalica zeigen die Tiere zu einer Zeit, wo sich die Arme nicht mehr bewegen, noch lebhaftes Chromatophorenspiel; die vorher dunklen Tiere erblassen dann allmählich. Bei direkter Einwirkung auf die Haut ruft Kurare zunächst eine Expansion der Chromatophoren hervor, aber die dunkle Färbung ist nur eine vorübergehende und macht einer ausgesprochenen Blässe Platz. Diese Angaben werden auch von Phisalix (58) bestätigt, der die Beobachtungen noch dahin erweitert, daß er Tiere mit einseitiger Mantelnervendurchschneidung der Kurarevergiftung unterwarf. Bei diesen Versuchen war nach Kurarevergiftung die normal innervierte Seite dunkel, die gelähmte blaß, woraus er schließt, daß das Gift zuerst im Zentralnervensystem angreift, bevor es auf die Nervenendigungen wirkt. Subkutan injiziert lähmt es die Chromatophoren an der Injektionsstelle, dagegen ist es auf abgelöste Hautstücke wirkungslos, selbst wenn sie 2 Stunden in der Kurarelösung liegen. Nach Phisalix wirkt das Kurare nur auf die Nervenendigungen, ohne die Muskel selbst anzugreifen.

Das Strychnin ruft nach Klemensiewicz (46) keine Verdunklung hervor. Krukenberg (49) spricht bereits von einer Lähmung der Radiärfasern im erschlafften Zustande, trotzdem beobachtet er bei diesen Tieren nach elektrischer Reizung zuweilen eine ausschließlich momentan eintretende Bräunung der Arme und des Kopfes, während der Mantel weiß bleibt. An einer anderen Stelle heißt es wieder, daß die Blässe nach Strychnineinwirkung eine vorübergehende ist und einer Dunkelfärbung Platz macht. An einer dritten Stelle berichtet Krukenberg wiederum, daß Strychnin ebenso wie Nikotin und Atropin auch an isolierten Hautstücken, also eine periphere Wirkung entfaltet, die aber keine Wirkung auf die Radiärmuskeln ist, da diese auf elektrische Reize noch reagieren. Schließlich läßt Krukenberg das Strychnin ebenso wie die erwähnten Gifte auf in der Haut gelegene nicht nachweisbare Ganglien wirken, um endlich eine ganz komplizierte Theorie der Strychninwirkung aufzustellen, indem das Strychnin zuerst einen zentralen Einfluß ausübt, Bräunung hervorruft, wenn ich Krukenberg recht verstanden habe, dann aber typische Weißfärbung, worauf wieder eine Dunklung der Haut (Expansion) erfolgt. Und das alles bei gelähmten Radiärmuskeln! Ich habe diese Unklar-

heiten der Krukenbergschen Experimente nur deshalb an einem schlagenden Beispiel angeführt, um zu begründen, warum ich mich an dieser Stelle nicht weiter mit ihnen befassen kann. Krukenberg hat durch seine unklaren, sich widersprechenden Versuche eine heillose Verwirrung angerichtet und anderen Forschern das Weiterarbeiten auf diesem Gebiete außerordentlich erschwert. Wenn auch manche der Krukenbergschen Beobachtungen richtig sind, so kann man leider aus seinen einzelnen Angaben nicht ersehen, ob sie zur Spreu oder zum Weizen zu zählen sind, und darum sind sie für uns unbrauchbar geworden.

Kehren wir wieder zum Strychnin zurück. Yung (81) beobachtete nach Einbringung dieses Alkaloids sofort Erblassen, später tritt dunkle Färbung eventuell in Fleckenform auf. Elektrische Reizung der Nervencentra vergifteter Tiere bewirkt, im Gegensatz zu Krukenberg, keine stärkere Verdunklung, aber eine Stunde nach der Vergiftung sind die Tiere dunkel gefärbt. Bei der Einwirkung des Strychnins auf isolierte Hautstücke tritt keine Verdunklung ein, so daß das Strychnin die Radiärmuskeln entweder direkt oder unter Mitwirkung hypothetischer peripherer Ganglienzellen zur Erschlaffung bringen soll. Phisalix (58) bestätigt die Beobachtungen wenigstens teilweise, indem er beim Strychnin wie beim Kurare zuerst eine Dunklung der Versuchstiere beschreibt, der eine Lähmung (Blässe) folgt; die von Yung unmittelbar nach der Injektion gesehene Blässe erwähnt er aber nicht. Nikotin ist nach Yung (81) in außerordentlich schwachen Dosen — ein Tropfen einer Lösung von $^1/_{20\,000}$ — wirksam, es bringt an der Berührungsstelle eine intensive Bräunung hervor, indem es die Radiärfasern stark reizt. Weniger intensiv expandierend wirkt Muskarin, während Atropin und Veratrin aufhellende Wirkung zeigen. Bei mit Veratrin vergifteten blassen Tieren ist an toten Tieren noch das Chromatophorenspiel erhalten, auch tritt nach elektrischer Reizung eine Verdunklung der ganzen Haut ein, ferner bewirkt das Nikotin eine Verdunklung der mit Veratrin aufgehellten Haut. Upas Antiar ruft nach Injektion in die Blutbahn starke Bräunung bei jeder krampfartigen Zusammenziehung des Tieres hervor.

Erst Hofmann (39, 41) hat durch seine umfangreichen Untersuchungen über chemische Reizung und Lähmung markloser Nerven und glatter Muskeln wirbelloser Tiere eine große Reihe sorgfältiger Beobachtungen über die chemische Reizung der Chromatophoren veröffentlicht, die für eine gedeihliche Weiterarbeit auf diesem Gebiete das notwendige Fundament liefern. Deshalb hielt ich es für erforderlich, die Ergebnisse Hofmanns getrennt von denen der übrigen Autoren darzustellen. Zuerst soll über die Versuche an *Sepia officinalis* berichtet werden. Der sorgfältig freipräparierte Nervenstamm eines Hautbezirkes wurde in die zu untersuchende Lösung gelegt, die sich in einer kleinen Kautschukrinne eines der Länge nach durchschnittenen Schlauches befand. Erregend wirken Natronlauge, Ammoniak, Triäthylamin, Pyridin, Ammonsulfat, Ammoniumchlorid, schwächer wirksam sind freie Nikotinbase (2-proz. Lösung) und Physostigmin ($^3/_4$-proz.). Gewöhnlich ist die Erregung unregelmäßig intermittierend. Keine Erregung der Chromatophoren rufen hervor: salzsaures Nikotin (2-proz.), salzsaures Physostigmin, Triäthylaminchlorid (2-proz.),

Kochsalzlösung in Seewasser (2-proz.). Keine sichere Wirkung hatte neutrales Nikotin, vollkommen wirkungslos war neutrales Physostigmin, so daß die vom freien Nikotin hervorgebrachten Wirkungen ganz oder in der Hauptsache auf die Alkalität der Lösungen, ihren Gehalt an Hydroxylionen, zurückgeführt werden muß, während die Ammoniumionen und das Ammoniak direkt reizend auf den Nervenstamm wirken. Lähmend mit einer anfänglichen Reizung wirken auf den Nervenstamm die Basen (Natronlauge, Triäthylamin, Nikotin, Physostigmin) und die Ammonsalze. Ohne vorherige Reizung vernichten die Erregbarkeit des Nervenstammes die Säuren (Salzsäure und Essigsäure $^1/_{50}$ bis $^1/_{10}$ Mol.), viel geringere Konzentrationen ($^1/_{200}$ Mol.) rufen eine allmähliche Herabsetzung der Reizbarkeit hervor, ebenso verhalten sich neutrale Nikotinlösung (1-proz.) und Pilokarpin, während salzsaures Nikotin die Reizbarkeit des Nerven rasch vernichtet (Säurewirkung!). Stark lähmend wirkt neutrales Physostigmin.

Bei subkutaner Injektion der Gifte ergibt sich das folgende Verhalten: Atropin, Cocain und Chloralhydrat bringen die spontane Hautfärbung zum Verschwinden, vernichten später die indirekte Reizbarkeit der Chromatophoren vom Nerven aus, sowie den ausgebreiteten Erfolg der elektrischen und mechanischen Reizung. Ungefähr zur gleichen Zeit heben sie auch das Wolkenwandern auf, aber beim Atropin gibt es einen Zeitpunkt, wo bei bereits erloschener indirekter Reizbarkeit durch direkte mechanische oder elektrische Reizung der vergifteten Stelle Wolkenwandern ausgelöst werden kann. Natronlauge ($3^1/_2$-proz.) bewirkt eine weit über die Injektionsstelle hinausreichende fleckige oder streifenförmig angeordnete Erregung der Chromatophoren von intermittierendem Charakter, genau so wie bei Reizung der Nervenstämmchen mit Natronlauge. Zwischen der Injektionsstelle und einzelnen erregten Partien liegen häufig unerregte Gebiete, ferner verschwindet die Erregung der Chromatophoren nach Behandlung mit Chloralhydrat zur selben Zeit wie die indirekte Erregbarkeit von der Haut aus erlischt. Daraus geht hervor, daß die Natronlauge bei subkutaner Injektion die Nervenstämmchen des Grundplexus reizt. Daran schließt sich aber eine allmählich auftretende andauernde Dunklung der Injektionsstelle, welche nach Chloralisierung der Haut bestehen bleibt, so daß es sich hier um eine direkte Einwirkung auf die Radiärfasern handelt. Die dunkle Stelle bleicht in der Mitte aus (dunkler Ring mit hellem Zentrum), wobei jede Reizbarkeit der Muskeln verloren gegangen ist. Einen ähnlichen Lokaleffekt bringt freies Nikotin und Triäthylamin hervor; diese Wirkung ist aber nur durch die Basizität der Lösung bedingt, denn sie fehlt nach Neutralisieren des Nikotins mit Salzsäure. Bemerkenswert ist, daß die gleiche Konzentration der Natronlauge an verschiedenen Hautstellen verschieden starke Reizwirkungen auslöst, so daß eine feinere Schwellenwertsbestimmung nicht möglich ist. Neben der intermittierenden Erregung in der Umgebung entwickelt sich später an der Injektionsstelle des Nikotins und Triäthylamins gleichfalls eine gleichbleibende Dunklung, die weiterhin in der Mitte ausbleicht.

Ammoniak übt einen besonders heftigen Reiz auf die Nerven von *Sepia* aus, auch das Ammonsulfat und Chlorid wirken sehr stark auf die Chromatophorennerven. Neben der ausge-

breiteten intermittierenden Erregung tritt ein Lokaleffekt auf, der sich ganz wie jener nach Alkaliwirkung verhält und durch Chloral gleichfalls nicht zum Schwinden gebracht wird.

Von den Säuren wurden Salzsäure, Essigsäure und Gärungsmilchsäure untersucht, welche in entsprechender Konzentration bei subkutaner Injektion ein lebhaftes, lang andauerndes Pulsieren der Chromatophoren hervorrufen. An der Injektionsstelle tritt ein dunkler Fleck auf, der bei genügender Konzentration der Säure in der Mitte abblaßt; an der gebleichten Stelle werden die Chromatophoren vollkommen unerregbar. Auch bei den Säuren ist aus den obenerwähnten Gründen nur eine ungefähre Schwellenwertsbestimmung möglich; das Pulsieren trat ein bei Salzsäure von $^1/_{400}$ Mol., Essigsäure $^1/_{200}$—$^1/_{300}$ Mol., Milchsäure $^1/_{100}$ Mol., sicher aber bei $^1/_{50}$ Mol. Lösungen. Da bei Säurewirkung das Pulsieren als Reizeffekt zu konstatieren ist, glaubt Hofmann auch das bei *Loligo* kurz nach dem Tode spontan eintretende Pulsieren auf eine postmortale Säurebildung zurückführen zu können. Das durch Säurewirkung bedingte Pulsieren sowie das auftretende kurze Wolkenwandern und die lokale Dunklung an der Injektionsstelle werden durch nervenlähmende Gifte (Chloral) beseitigt. Außer dem Pulsieren tritt nach Säurewirkung ein flüchtiger Lokaleffekt ein, der nur auf einer Reizung der Nervenendigungen oder einer der nervösen Substanz sehr ähnlichen in den Muskelfasern beruhen soll; ferner ist durch die Behandlung der *Sepia*-Haut mit Säuren die Retraktion der Chromatophoren auf den Dehnungsreiz sehr gesteigert worden.

Subkutane Injektion von neutralem Chinin hat bei *Sepia* nur eine sehr geringfügige Wirkung, indem an der Injektionsstelle nur eine flüchtige Expansion der Chromatophoren hervorgebracht wird. An der Kopfhaut wirkt es stärker als an der Mantelhaut.

Als eine charakteristische Wirkung des Nikotins muß angesehen werden, daß es an vorher nicht durch Nervendurchschneidung gelähmter Haut auf mechanische Reizung einen flüchtigen ausgebreiteten Effekt zustande kommen läßt. Hofmann nimmt deshalb an, daß durch das Nikotin eine schwache Reizung der Chromatophorennerven herbeigeführt wird, die nur bei besonders guter Reizbarkeit der Präparate die Reizschwelle überschreitet, die aber stets durch Hinzutreten des Dehnungsreizes wirksam wird. Für diese Deutung sprechen nach Hofmann auch die Versuche von Frölich und O. Loewi (25), welche nach Nikotinvergiftung des Stellarganglions eine Steigerung der Erregbarkeit der Stellarnerven auf mechanische Reizung bei *Eledone* konstatiert haben. Doch läßt sich meiner Meinung nach (Fuchs, 29) diese Erscheinung auch als Wegfall der Hemmungswirkung des Stellarganglions deuten, worauf später eingegangen werden wird, so daß ich Hofmanns Meinung nicht ohne weiteres zustimmen kann, daß das Nikotin bei *Eledone* die mechanische Reizbarkeit der größeren Nervenstämmchen steigert, während es bei *Sepia* nur auf den Grundplexus diese Wirkung ausübt. Außerdem scheint aber das Nikotin noch eine der Säurewirkung ähnliche Steigerung der Reizbarkeit der Chromatophoren auf den Dehnungsreiz zu bewirken. Vor allem ist bei Verwendung des Nikotins sehr sorgsam auf die Reaktion der benutzten Lösungen zu achten, da die eigentliche Nikotinwirkung bei der alkalisch reagierenden

freien Base oder bei den sauren Salzen durch die Alkali- bzw. Säurewirkung kompliziert bzw. ganz verdeckt wird.

Das Physostigmin ruft in neutraler Lösung eine vorübergehende schwache Expansion der Chromatophoren an der Injektionsstelle hervor. Dann tritt sowohl bei Verwendung der freien Base oder der neutralen Lösung Pulsieren der Chromatophoren an der Injektionsstelle und Ausbleichen unter Wolkenwandern auf. In der Mitte des bleichen Fleckes tritt endlich eine anhaltende Dunklung ein, die durch Chloral (1-proz.) nicht aufgehoben wird; der lokale Dauereffekt starker mechanischer und elektrischer Reizung bleibt auf dem bleichen Physostigminhofe erhalten.

Die von Hofmann an *Loligo vulgaris* angestellten Versuche über die Wirkung der genannten Substanzen ergaben in den wesentlichen Punkten eine große Uebereinstimmnng mit den an *Sepia* angestellten.

Auch an Oktopoden hat Hofmann die Einwirkung chemischer Substanzen untersucht. Am freipräparierten Achsenstrang der Arme wurden chemische Reizungen vorgenommen, die sich aber nicht besonders wirksam erwiesen. Kräftige Reizungen (Expansion der Chromatophoren) waren nur durch starke Basen ($^1/_{10}$ Mol. Natronlauge und $^1/_5$ Mol. Triäthylamin) zu erzielen. Bei der freien Nikotinbase oder deren neutraler Lösung war ein sicherer Erfolg nicht nachzuweisen, am ehesten noch an *Octopus*, weniger gut an *Eledone*, desgleichen ist eine $^1/_{10}$ Mol. Ammonsulfatlösung bei sehr erregbaren *Octopus*-Nerven wirksam, aber unwirksam bei *Eledone*. Von den nervenlähmenden Giften ist salzsaures Cocain und Chloralhydrat (1 Proz.) sehr wirksam, weniger wirksam ist Atropin (1 Proz.). Auch die reizenden Substanzen (Natronlauge, Triäthylamin, Ammonsulfat und neutrales Physostigmin) lähmen den Achsenstrang nach verschieden langer Dauer ihrer Einwirkung ($^1/_2$—3 Stunden). In neutralem Nikotin erlischt die Reizbarkeit sehr langsam, während 2-proz. Nikotinlösung (freie Base) binnen wenigen Minuten lähmend wirkt, wobei für die starke Wirksamkeit eine Summation der Einflüsse der Hydroxylionen und des Nikotins in Betracht kommt.

Als Präparat für die Wirkung subkutan injizierter Substanzen verwendet Hofmann meist die Haut in den Spatien zwischen den Fangarmen, welche alle gemeinschaftlich dicht vor dem zerstörten Gehirn abgeschnitten und dann in Rosettenform ausgebreitet auf einem Brettchen festgesteckt wurden. Die Giftwirkungen an diesem Präparate waren die gleichen wie an der Mantelhaut der Oktopoden.

Nach Einlegen der nicht ausgespannten Haut in eine 1-proz. Lösung von Cocain, Atropin und Chloralhydrat bleicht die Haut aus, färbt sich aber wieder beim Ausspannen an der Luft; starke, lang anhaltende Vergiftung bringt jedoch eine völlige Bleichung hervor. Die Basen, Natronlauge, Triäthylamin und Ammonsulfat wirken nach subkutaner Injektion bei den Oktopoden ganz ähnlich wie bei *Sepia*, nur ist ihre Wirkung wesentlich schwächer. Ebenso verhalten sich die Säuren (hauptsächlich untersucht wurde die Essigsäure) und neutrales Physostigmin, nur fehlt an *Eledone* die manchmal an *Sepia* beobachtete schwache anfängliche Nervenreizung infolge der Physostigmineinwirkung. Ein bemerkenswerter Unterschied gegenüber *Sepia* war bei der Wirkung des Nikotins zu konstatieren. Vor allem zeigt sich, daß Nikotin in neutraler Lösung bei den Oktopoden selbst nach stundenlanger Einwirkung keine

Lähmung des Nervenstammes bewirkt, sondern nur eine ganz allmähliche Abnahme der (elektrischen) Reizbarkeit. Bei direkter Applikation des neutralen Nikotins auf bleiche Haut von *Eledone* und *Octopus* tritt aber eine sehr starke sofortige Reizwirkung auf die Chromatophoren ein. An der Einwirkungsstelle entsteht ein auf diese streng beschränkter dunkler Fleck, der in der Mitte rasch ausbleicht. An der gebleichten zentralen Partie ist die indirekte Erregbarkeit vom Achsenstrang aus, ebenso der flüchtige ausgebreitete Effekt lokaler elektrischer Reizung aufgehoben, dagegen ist der Lokaleffekt starker mechanischer oder elektrischer Reizung erhalten, wobei gewöhnlich ein von der Reizstelle ausgehendes Wolkenwandern beobachtet werden kann. Die spezifische Nikotinwirkung besteht demnach in einer vorübergehenden lokalen Reizung mit nachfolgender Bleichung. Die spezifische Nikotinwirkung wird durch nervenlähmende Gifte sehr schwer aufgehoben. Neutrale Nikotinlösung gibt bei Oktopoden selbst dann, wenn durch nervenlähmende Gifte der ausgebreitete Effekt elektrischer Hautreizung und die Reizbarkeit der Chromatophoren vom Nerven aus aufgehoben ist, also die Nervenfasern des Grundplexus vollständig gelähmt sind, einen vorübergehenden lokalen Reizeffekt, welcher auf chloralisierter Haut kaum, auf atropinisierter oder cocainisierter Haut bedeutend schwächer ist als auf unvergifteter Haut. Eine ähnliche erregende Wirkung des Nikotins läßt sich an der Mantelhaut von *Sepia* nicht nachweisen, doch fand Hofmann, in Uebereinstimmung mit Krukenberg (49), daß die Chromatophoren der Kopfhaut bei *Sepia* gegen Nikotin empfindlicher sind als jene des Mantels und mit neutralem Nikotin eine Lokalerregung geben, die jener der Oktopoden ziemlich gleich ist.

Außer den speziellen Ergebnissen über die Giftwirkungen ist besonders das verschiedene Verhalten der Muskeln und auch Nerven der verschiedenen Cephalopodenspecies gegenüber dem gleichen Gifte und anderen Reizen interessant und von allgemeiner biologischer Bedeutung. Die Unterschiede im Verhalten der Muskeln sind, wie Hofmann mit Recht betont, weniger verwunderlich als jene der Nervenfasern. Nach der Isolierung vom Zentralnervensystem (bei *Sepia*) bzw. während des Absterbens (bei *Loligo*) wird in den Nervenfasern der Dekapoden ein Zustand erhöhter mechanischer Reizbarkeit geschaffen, von dem man bei den Oktopoden unter den gleichen Verhältnissen nichts vorfindet, ferner zeigen die Dekapoden eine Steigerung der mechanischen Reizbarkeit nach Einwirkung neutraler Nikotinlösung, die bei den Oktopoden fehlt, endlich wirken die Nervenreizmittel bei den Oktopoden schwächer als bei den Dekapoden. Hofmann kommt deshalb zu dem Schlusse, daß Unterschiede zwischen den Nervenfasern verschiedener Cephalopodenarten angenommen werden müssen, die sich speziell in der Wirksamkeit der nervenreizenden und die Reizbarkeit der Nerven steigernden Substanzen äußern. Hofmann ist damit auch bei Cephalopoden zu Resultaten gelangt, die eine wertvolle Bestätigung und Erweiterung der von Fuchs (28) bereits früher an Fröschen festgestellten Reaktionsverschiedenheiten der Chromatophoren der Species *Rana fusca* und *esculenta* auf das gleiche Gift darstellen. Ueber die Versuche von

FUCHS wird beim Farbenwechsel der Amphibien ausführlich berichtet werden, so daß hier dieser Hinweis genügt.

8. Reaktion der Chromatophoren beim Absterben und an toten Tieren.

Da eine große Anzahl von Versuchen über das Verhalten der Chromatophoren bei verschiedenen Reizungen an toten Tieren oder an isolierten Hautstücken angestellt worden ist, so ist es wichtig, auch das Verhalten der Chromatophoren beim Absterben des Tieres zu kennen, sowie das Ueberleben der Chromatophoren nach dem Tode des Tieres genauer zu studieren. In den vorausgegangenen Ausführungen war bereits vielfach davon die Rede, doch sollen in diesem Abschnitt eine Reihe diesbezüglicher Beobachtungen im Zusammenhang dargestellt werden. Bereits SANGIOVANNI (66) hatte das Erhaltenbleiben der Chromatophorenbewegung einige Zeit nach dem Tode beobachtet, eine Angabe, die von allen späteren Autoren bestätigt wurde; CARUS (12) hat zuerst die Bewegungen der Chromatophoren an abgetrennten Hautstücken unter dem Mikroskop verfolgt. Die Zeit, während welcher das Chromatophorenspiel erhalten bleibt, wird allerdings von den verschiedenen Autoren etwas verschieden angegeben, was wohl im wesentlichen auf eine verschieden sorgfältige Behandlung der Präparate zurückzuführen ist. Schon FREDERICQ (23) macht darauf aufmerksam, daß an abgeschnittenen Armen die Bewegung der Arme früher verschwindet, als das Chromatophorenspiel, welches noch mehrere Stunden, ja sogar einige Tage nach dem Tode erhalten sein kann, namentlich dann, wenn die Arme der Luft ausgesetzt werden. Auch STEINACH (72) hat ähnliche Beobachtungen angestellt. Zuerst tritt beim Absterben eine Erhöhung der Reizschwelle für die Chromatophorenbewegung an abgeschnittenen Armen ein, so daß zu dieser Zeit die Haut blaß sein kann, während die Hautmuskeln starke tetanische Zusammenziehungen aufweisen. Nach einiger Zeit kommt aber die Hautbewegung der abgeschnittenen Arme vollständig zur Ruhe, während die Chromatophoren lebhaft pulsieren. Diese Pulsationen sind bis 50 Stunden nach dem Tode zu beobachten, trotzdem die elektrische Erregbarkeit des Achsenstranges der abgeschnittenen Arme bereits 10—16 Stunden post mortem erloschen ist. Ferner hat HOFMANN (38) beobachtet, daß die elektrische Erregbarkeit vom Nerven aus bei der Flossenmuskulatur von *Sepia* früher erlischt, als jene der Chromatophoren. Uebrigens sind diese „oscillatorischen“ Bewegungen bereits von CARUS (12) beobachtet worden. PHISALIX (58, 61) bemerkt, daß der Einfluß der Temperatur für die Dauer der postmortalen Bewegungen von Bedeutung ist, daß die Chromatophoren in 44° warmem Wasser schon nach 3 Minuten absterben, wobei die Chromatophoren entweder expandiert oder retrahiert sind. Das rasche Absterben in heißem Wasser war schon früher von P. BERT (6) beobachtet worden, der die dabei auftretende Dunkelung als Wirkung der sofort eintretenden Totenstarre deutet.

Uebrigens erlischt das Chromatophorenspiel nach dem Tode bei verschiedenen Cephalopoden zu verschiedener Zeit, denn schon WAGNER (78) hatte beobachtet, daß *Sepia* hinfälliger ist als *Octopus*. Angaben über diesen interessanten Gegenstand finden wir auch in

den Arbeiten von Hofmann (38), worauf schon mehrfach hingewiesen wurde. Hier sei nur noch angeführt, daß die großen Chromatophoren von *Loligo* besonders rasch absterben, viel früher als jene von *Sepia*.

Eine auffallende Blässe an sterbenden oder abgestorbenen Tieren hat zuerst de la Frenaye (24) beobachtet. Nach Keller (45) sind die Chromatophoren nach dem Tode auf ein Minimum retrahiert. Fredericq (23) macht aber darauf aufmerksam, daß der Blässe der abgeschnittenen Arme zuerst ein Stadium der Dunkelung vorangeht. Ferner gibt Phisalix (58) mehrfach an, daß tote Sepien im Wasser blaß sind, eine Beobachtung, die sowohl von Hofmann (38) als auch von Fuchs (29) für *Octopus* und *Eledone* bestätigt wird, aber diese Blässe ist hauptsächlich auf den Mangel an Sauerstoff bzw. auf die Anhäufung von Kohlensäure infolge des Fehlens der Atmung zu beziehen, wie auf Grund der Versuche Hofmanns anzunehmen ist. Das ist wohl auch der Grund, warum absterbende Tiere blaß werden, wie zuerst Fredericq (23) beobachtet hat, was von Fuchs (29) gleichfalls bestätigt wird. Außerdem wirken schlechte Ernährung, Hunger und Krankheit erblassend (Fredericq, 23; Phisalix, 58). Da die Nebenumstände (Zeit nach dem Tode, Einwirkung von Sauerstoff oder Kohlensäure, Temperatur) von den einzelnen Autoren nicht immer genügend berücksichtigt worden sind, so erklären sich die scheinbaren Widersprüche, indem einige Untersucher angeben, die Chromatophoren expandieren nach dem Tode, während andere Autoren eine Retraktion beschreiben; es ist beides unter den verschiedenen Versuchsbedingungen möglich.

Mit dem Absterben tritt aber auch eine Veränderung der Art der Expansion und Retraktion auf. Bereits Harless (33) war es aufgefallen, daß beim Absterben die raschen Bewegungen der Chromatophoren allmählich langsamer werden und endlich ganz aufhören, aber es erlischt dabei die Kontraktion nicht gleichmäßig in der ganzen Zelle, sondern verschiedene Fortsätze (Radiärmuskeln) expandieren weniger und endlich gar nicht mehr, während andere noch deutliche Formveränderungen aufweisen; außerdem sollen sich die Chromatophoren zusammenklumpen. Die Verlangsamung der Chromatophorenbewegungen nach dem Tode sowie Kontraktionen einzelner Radiärfasern einer Chromatophore hat auch Phisalix (58) beschrieben, der außerdem angibt, daß die Expansionen infolge elektrischer Reizung 2—5 Sekunden dauern, ferner sollen Licht, Wärme, warmes Wasser nach dem Tode erblassend wirken, also eine umgekehrte Reaktion hervorrufen wie im Leben. Für das Licht ist die Angabe Phisalix' durch die umfangreichen Versuche von Steinach (72), Hertel (36) und Fuchs (29) an toten Tieren vollkommen widerlegt. In bezug auf die anderen Reize liegen zwar keine systematischen Untersuchnngen vor, aber auch hier erscheint die Umkehr des Reizerfolges am toten Tier als höchst unwahrscheinlich, so daß Phisalix einer Täuschung unterlegen zu sein scheint. Dagegen ist die Angabe Phisalix' (58), daß nach dem Tode die Koordination der Chromatophorenbewegung gestört ist, zweifellos richtig. Ferner gebührt Phisalix das Verdienst, die nach dem Tode auftretenden Wellenbewegungen, die später von Steinach (72) und besonders Hofmann (40) eingehend analysiert worden sind, sowie die Zitterbewegungen und Pulsationen richtig beobachtet und sie als gesonderte Bewegungsformen erkannt zu haben. Eine

Kontraktion einzelner Radiärfasern nach dem Tode hat Hofmann (40) bei *Loligo* beobachtet, woraus er schließt, daß sich die Erregung nicht von einer Radiärfaser zur anderen fortpflanze. Endlich sei hier noch eine interessante Beobachtung von Fuchs (29) angeführt, die später auch von Hofmann (41) bestätigt wurde, daß nämlich bei Tieren nach Mantelnervendurchschneidung unter bestimmten Umständen, wie Fuchs (29) gezeigt hat, nach dem Tode eine Expansion der Chromatophoren auf der gelähmten Seite auftreten kann, während die normal innervierte Seite blaß ist. Wir werden auf diese Versuche später noch ausführlich einzugehen haben. Nach Hofmanns (41) Angaben ist dieses Verhalten bei *Eledone* und *Octopus* weniger deutlich als bei *Sepia*, doch hat Fuchs (29) sehr eklatante Fälle dieser Färbungsunterschiede auch bei *Eledone* und *Octopus* abgebildet.

9. Einfluß des Nervensystems auf die Färbung.

Wir wenden uns nunmehr den physiologischen Versuchen zu, welche den Einfluß des Nervensystems auf die Chromatophoren klar zu stellen sich zur Aufgabe gemacht haben. In den vorausgegangenen Darstellungen war zwar schon vielfach vom Nerveneinfluß, Erfolgen von Nervenreizung, Lähmung und Durchschneidung die Rede, aber eine ganze Reihe von Beobachtungen mußte an den betreffenden Stellen unberücksichtigt bleiben, weil sie sich den dort behandelten Themen nicht systematisch einfügen ließen. An dem Einfluß des Nervensystems auf die Chromatophoren hat eigentlich fast niemand ernstlich gezweifelt, selbst nicht zu einer Zeit, als noch keine einwandfreien Versuche darüber vorlagen, denn die ältesten Forscher nahmen ja bereits an, daß der Farbenwechsel dem Einfluß des Willens unterworfen sei. Nur Keller (45) leistete sich das Unikum, daß die Färbung der Cephalopoden zwar dem Willen unterworfen sei, aber trotzdem stehen die Chromatophoren nicht unter der Herrschaft der Nerven, ferner hat Harting (34) den Einfluß des Nervensystems geleugnet, weil benachbarte Chromatophoren entgegengesetzte Tätigkeitszustände darbieten können.

Die genaue anatomische Verteilung der Chromatophorennerven hat besonders Hofmann (37—39) untersucht, wobei er auch eine Reihe physiologisch wichtiger Versuche anstellte. Hofmann isolierte an *Sepia* einzelne aus dem Mantelnerven entspringende Hautnervenstämmchen, welche er isoliert durchschnitt, wobei Lähmungen der Chromatophoren in umschriebenen einzelnen Hautbezirken auftraten, welche sich als helle Inseln von den dunkler gefärbten nicht gelähmten Hautpartien deutlich abheben. Reizte Hofmann die einzelnen vorher durchschnittenen Nervenstämmchen elektrisch, so expandierten die Chromatophoren jener Hautbezirke, welche sich nach der Durchschneidung als helle Inseln gekennzeichnet hatten. Doch läßt sich bei Reizung einzelner Nervenstämmchen konstatieren, daß die Innervationsgebiete der einzelnen Nervenstämmchen ineinander übergreifen, bzw. sich zum Teil decken, so daß gewöhnlich die Chromatophoren eines Hautbezirkes von zwei benachbarten Nerven aus in Erregung versetzt werden können. Bei schwacher elektrischer Reizung des Nerven tritt nur selten eine Expansion aller innervierten Chromatophoren auf, gewöhnlich expandieren nur einzelne Flecken. Es kommt zur Streifenbildung

oder Auftreten dunkler Flecken, die oft durch nicht erregte helle Hautfelder voneinander getrennt sind. Bei Verstärkung des Reizes ist oft ein sprungweises Auftreten der Färbung in entfernt liegenden Hautbezirken zu konstatieren, woraus Hofmann schließt, daß eine Weiterleitung der Erregung in einem peripheren kontinuierlichen Nervennetz nicht stattfindet. Als weiteren Beweis für die Doppelinnervation der Chromatophoren führt Hofmann an, daß bei chemischer Reizung eines Nervenstammes alle Chromatophoren eines Innervationsgebietes in Erregung kommen, aber durch elektrische Reizung eines benachbarten Nervenstammes wird die Wirkung der chemischen Reizung verstärkt. Für das Vorhandensein getrennter Innervationsbezirke spricht auch die normale Zeichnung von *Sepia*, insbesondere das Auftreten der sogenannten Augenflecken. Daß die Fortleitung der Erregung in der Haut unter normalen Verhältnissen auf dem Wege der Nervenbahn, allerdings in getrennten begrenzten Endnetzen erfolgt, geht daraus hervor, daß nach tetanischer Reizung der Haut toter *Loligines*, bei denen die Reizung der Nervenstämmchen bereits erfolglos sich erweist, eine Expansion der Chromatophoren an der Reizstelle und in entfernten Inseln auftritt; damit ist eine direkte Weiterleitung der Erregung durch die Muskelfasern ebenso unvereinbarlich wie die Leitung in einem kontinuierlichen Nervennetz. Es ist vielmehr anzunehmen, daß jedes Neuron ein gesondertes Nervenendnetz bildet.

Sehr zahlreich sind die Beobachtungen über die Beeinflussung der Chromatophoren vom Mantelnerven, richtiger Mantelkonnektiv, aus. Die ersten Reizversuche am Mantelnerven hat Pelvet (56) angestellt. Die bei Reizung auftretende Bräunung der Haut ist aber nach Pelvets Meinung indirekt als Folge der Hautbewegung anzusehen, welche durch die Nervenreizung hervorgebracht wird. Daß diese Deutung der Dunkelfärbung unzutreffend ist, wurde durch die gleichzeitigen, aber unabhängig voneinander angestellten Reizversuche am Mantelkonnektiv von Fredericq (23) und Klemensiewicz (46) dargetan. Der letztgenannte Autor erhielt bei schwacher faradischer Reizung des Mantelnerven eine beträchtliche Verdunklung der Mantelhaut und manchmal, aber nicht immer, Bewegungen des Mantels. Eine maximale Expansion nach Reizung des peripheren Stumpfes des Mantelnerven hat auch Fredericq bei *Octopus* gesehen, der auch zum ersten Mal den Effekt der Mantelnervendurchschneidung beschreibt. Diese Operation führt sofort ein vollständiges Erblassen der gelähmten Mantelhälfte und Verlust des normalen Chromatophorenspieles herbei; die gelähmte Seite unterscheidet sich durch ihre Blässe scharf von der dunklen Farbe der normal innervierten Hälfte. Ganz übereinstimmend mit Fredericq beschreibt auch Phisalix (58) den Erfolg der Mantelnervendurchschneidung und -Reizung bei *Sepia*. Er bemerkt aber, daß die Blässe auf der operierten Seite so intensiv sei, daß man an ein aktives Erblassen durch Tätigkeit eigener Chromatophorenmuskel denken könnte. Nach Phisalix (58) sind die koloratorischen Nerven nicht gleichmäßig im Nervenstamm verteilt, sondern zu zwei Bündeln vereinigt, deren Lage durch Reizungen mit feinen Elektroden bestimmt wurde, nämlich ein inneres dorsales und ein äußeres ventrales. Das erstere innerviert das obere Drittel des

Mantels mit Ausnahme der Flosse, das andere die übrigen Teile der Mantelhälfte und die Flosse. Eine elektrische Dauererregung des Mantelnerven ruft einen gleich lange anhaltenden Tetanus der Chromatophoren hervor, während Einzelreize nur vorübergehende einzelne Erregungen der Chromatophoren erzeugen. Die Reaktion der Chromatophoren ist synchron mit dem Tetanus oder der Zuckung der Mantelmuskulatur. Elektrische Reizung des zentralen Stumpfes des Mantelnerven bedingt manchmal Erblassen der kontralateralen Mantelhälfte. v. Uexküll (74) erwähnt, daß eine mechanische Reizung des zentralen Mantelnervenstumpfes unwirksam sei, desgleichen des peripheren Stumpfes, der Mantelnerv soll nur in der Nähe des Stellarganglions durch mechanische Reize schwach erregt werden können. Nach meinen eigenen, bisher nicht veröffentlichten Beobachtungen bei den Mantelnervendurchschneidungen möchte ich das Fehlen der mechanischen Erregbarkeit des Mantelnerven bezweifeln, da ich manchmal, allerdings nicht immer, nach Kneifen des peripheren Nervenstumpfes mit einer Pinzette oder Anlegung eines neuen Schnittes mit der Schere Expansionen der Chromatophoren auf der zugehörigen Mantelhälfte beobachtet habe.

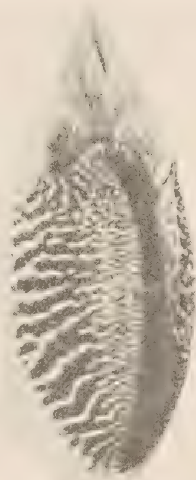


Fig. 20. *Sepia officinalis*, 5 Tage vorher Mantelnerv durchschnitten. Wiederkehr der Färbung. (Nach Hofmann.)

Endlich haben Hofmann (38, 41), sowie auch Fuchs (29) vielfache Durchschneidungen und Reizungen am Mantelnerven ausgeführt und die Angaben von Fredericq (23) und Klemensiewicz (46) bestätigt. Da in den Versuchen von Hofmann und Fuchs die operierten Tiere längere Zeit am Leben blieben, so hatten die beiden Autoren Gelegenheit, die späteren Folgen der Mantelnervendurchschneidung eingehend zu studieren. Hofmann hat seine Versuche zuerst (39) hauptsächlich an *Sepia* angestellt, in einer späteren Zeit (41) an *Eledone* wiederholt und konnte die Tiere 11—30 Tage nach der Operation beobachten, während Fuchs (29) hauptsächlich an *Eledone*, gelegentlich auch an *Octopus* und *Sepia* Versuche anstellte; die Tiere überlebten den Eingriff nur 4—10 Tage. Beide Autoren sind in vielen Punkten zu vollkommen übereinstimmenden Resultaten gelangt, so vor allem darin, daß die nach Mantelnervendurchschneidung auftretende Blässe der gelähmten Seite keineswegs ein dauernder Zustand ist, sondern daß sich hier eine allmählich zunehmende Dunkelfärbung wieder herstellt. In den Versuchen Hofmanns an *Sepia*, wo entweder einzelne Hautäste des Mantelnerven oder auch der ganze Mantelnerv durchschnitten war, begann die Wiederkehr der Färbung bereits 2 Tage nach der Operation, bei Durchschneidung der Nerven für kleinere Hautpartien bereits einen Tag nach der Durchschneidung. Außer der schwachen Expansion der dunkelvioletten Chromatophoren in den gelähmten Hautpartien ist

das Auftreten eines leicht bräunlichen Farbentones bemerkbar, wahrscheinlich durch Expansion der gelben Chromatophoren. Die Zunahme der Färbung auf der gelähmten Mantelhälfte erfolgt meist von der Medianlinie aus, d. h. von den Rändern der normal innervierten Mantelhälfte aus. In späteren Zeiten nach der Nervendurchschneidung ist, allerdings nicht immer, sogar die Zebrastreifung des normalen Tieres auf der operierten Seite angedeutet. Weniger deutlich ist nach Hofmann die Rückkehr der Färbung bei *Eledone*; erst in der 2. Woche nach der Operation nahm die Haut eine diffuse schwach gelblich-graue Färbung an, dagegen bildeten sich auf der blassen Haut umschriebene dunkle Flecken, welche langsam weiterwandern nach Art des Wolkenwanderns.

In den Versuchen von Fuchs (29) an *Eledone* zeigen die Tiere schon am zweiten Tag nach der Operation eine Abnahme der Farbendifferenz zwischen normal innervierter und operierter Seite beim ruhig sitzenden Tier, während jede Erregung des Tieres sofort die gelähmte Seite erkennen läßt, welche sich durch ihre graugelbe blasse Farbe von der dunkelbraunen der normalen Seite abhebt. Die Gelbfärbung der gelähmten Seite nimmt zu, und bereits am 3. und 4. Tage nach der Operation sind beide Mantelseiten beim ruhenden Tier gleich hell, ja, in den späteren Zeiten nach der Operation ist die operierte Mantelhälfte dunkler als die normale. Sobald aber das Tier beunruhigt wird, tritt sofort der Farbenunterschied deutlich wieder hervor, indem die normale Seite dunkel ist, während die gelähmte Seite sehr viel heller erscheint.

In Uebereinstimmung mit Hofmann hat auch Fuchs auf der länger gelähmten Seite eine enorme Steigerung der mechanischen Reizbarkeit der Chromatophoren beobachtet, die alle Reize lange überdauert. Wie Hofmann an *Sepia*, hat Fuchs auch an *Eledone* ein Fortschreiten der Färbung von den Grenzen der normal innervierten Bezirke gegen die gelähmte Seite beobachtet, doch kommt es auch vor, daß mitten in den gelähmten Partien einzelne dunkle Flecke entstehen, von denen die Färbung weiterschreitet, was kurz nach der Publikation von Fuchs auch Hofmann (41) in seiner zuletzt erschienenen Arbeit bestätigt. Hofmann (39) hatte zwar diese isolierten dunklen Flecken schon vor Fuchs beobachtet, doch hielt sie Hofmann zunächst für Erfolge lokaler mechanischer Reizung. In seiner letzten Arbeit hat er aber selbst diese Vermutung als unzutreffend bezeichnet. Fuchs hat beobachtet, daß bei Tieren, welche erst längere Zeit nach der Mantelnervendurchschneidung verstorben sind, auf der gelähmten Seite eine intensive Dunklung auftreten kann, während die normale Seite vollkommen blaß erscheint, so daß diese Tiere dann gerade das entgegengesetzte Verhalten zeigen wie unmittelbar nach der Operation am lebenden Tier. Auf das genauere Verhalten dieser Tiere kann erst später bei der Frage der Hemmungszentren eingegangen werden.

Der Mantelnerv setzt sich in das Stellarganglion fort. Die genaueren anatomischen Beziehungen zwischen Mantelnerven und Stellarganglion, sowie den aus diesem letzteren entspringenden Stellarnerven sollen hier nur insoweit eine Berücksichtigung finden, als es sich um koloratorische Nerven bzw. Zentren handelt. Sowohl Fredericq (23) als auch Klemensiewicz (46) sowie Phisalix (61) hatten bei direkter elektrischer Reizung des Stellarganglions eine

Verdunklung der zugehörigen Mantelhälfte beobachtet. Außerdem hatte sich PHISALIX die Frage vorgelegt, ob vielleicht das Stellarganglion eine hemmende Wirkung auf die Chromatophoren ausübe; er kommt aber zu dem Resultat, daß das nicht der Fall ist, weil weder die elektrische Reizung des Mantelnerven noch des Ganglions selbst Erblassen der Haut hervorruft, sondern stets Dunklung bedingt. Analog wie P. BERT (6) und CHÉRON (14) nimmt auch PHISALIX (61) an, daß das Stellarganglion ein Verstärkungszentrum für die Erregung des Mantelnerven ist; denn an sich unwirksame Reizungen des Mantelnerven wurden wirksam bei gleichzeitiger Reizung des Stellarganglions. Diese Versuche von PHISALIX sind aber mit so vielen möglichen Fehlerquellen behaftet, z. B. Verstärkung der Reizstärke durch Stromschleifen, daß die Schluß-



Fig. 21. *Eledone*, 6 Tage nach Durchschneidung des rechten Mantelnerven. Belichtung des eben gestorbenen Tieres. (Nach FUCHS.)

folgerungen von PHISALIX keineswegs genügend gestützt sind. Auch v. UEXKÜLL (75) hat eine Theorie über die Funktion des Stellarganglions aufgestellt, wonach es ein Koordinationszentrum sein soll für die effektvollere synchronische Tätigkeit der Mantelmuskulatur. Den Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung ist uns aber v. UEXKÜLL schuldig geblieben.

Von großer Bedeutung für die später zu erwähnenden Versuche von FUCHS (29) sind die Untersuchungen von A. FRÖHLICH und O. LOEWI (25). Die beiden Autoren fanden, daß nach Aufträufeln von Nikotin auf das Stellarganglion von *Eledone* die vom Ganglion zur Mantelmuskulatur ziehenden Stellarnerven für mechanische Reize

empfindlicher wurden. Diese Erregbarkeitssteigerung ist auch nach Exstirpation des Ganglions 2—3 Minuten vorhanden. Fuchs (29) hat nun die Veränderung der Reizbarkeit des Stellarganglions und der Stellarnerven bei Tieren nach Mantelnervendurchschneidung näher untersucht. Es zeigte sich, daß bei jenen Tieren, welche die Durchschneidung des Mantelnerven länger überlebt hatten, sowohl das Ganglion als auch die Stellarnerven ihre mechanische und elektrische Reizbarkeit entweder vollständig verloren hatten, oder zum mindesten eine starke Herabsetzung ihrer Reizbarkeit aufwiesen. Außerdem zeigten der Mantelnerv, das Stellarganglion, manchmal auch die Stellarnerven eine auffallende Trübung und graugelbe Verfärbung, wenn das Tier die Operation länger überlebte. Aus diesem Verhalten sowie der Veränderung der Reizbarkeit schließt Fuchs, daß in seinen Versuchen die Funktion des Stellarganglions mehr oder minder ausgeschaltet ist. Welches ist nun die Funktion des Stellarganglions? Fuchs nimmt trotz der strikten gegenteiligen Angaben von Phisalix an, daß das Stellarganglion ein Hemmungszentrum sei, das insbesondere die Lichtreaktion der Chromatophoren hemmend beeinflußt. Für das Vorhandensein hemmender Wirkungen sprechen auch die Versuche von Fröhlich und Loewi (25), da wir aus den Versuchen von Langley (50) u. a. wissen, daß das Nikotin die Ganglienzellen auszuschalten vermag. Wenn auch Hofmann die Versuche von Fröhlich und Loewi im großen ganzen als eine wertvolle Weiterführung seiner Versuche über die Nikotinwirkung auf die Nervenfasern ansieht, und dahin deutet, daß die Steigerung der mechanischen Reizbarkeit sich bei *Eledone* (nach Fröhlich und Loewis Experimenten) an den größeren Nervenstämmen äußert, so ist doch damit die Wirkung des Nikotins auf die Ganglienzellen sebst nicht ausgeschlossen, so daß die Steigerung der mechanischen Erregbarkeit der Stellarnerven wohl auch zum Teil von dem Wegfall der Hemmungswirkungen herrühren kann. Für die Hemmungswirkung des Stellarganglions führt Fuchs (29) folgende Versuche und Beobachtungen an. Bei Tieren, welche eine Mantelnervendurchschneidung längere Zeit überlebt haben, ist kurz nach dem Tode auf der gelähmten Seite eine sehr intensive Lichtreaktion der Chromatophoren vorhanden, welche auf der normal innervierten Seite vollständig fehlt. Die Lichtreaktion auf der operierten Seite ist nicht vorhanden, wenn die Tiere kurz nach der Operation zugrunde gehen. Diese Lichtreaktion der normal innervierten Seite, welche während des Lebens deutlich vorhanden war, fehlt auf dieser Seite deshalb kurz nach dem Tode, weil das Nervensystem vom Gehirn ausgehend allmählich nach der Peripherie fortschreitend abstirbt, wie die Versuche von Baglioni (3) und Fuchs (29) ergeben haben. Es ist also zu einer Zeit noch die hemmende Wirkung des Stellarganglions vorhanden, während das Zentralnervensystem und der Mantelnerv bereits abgestorben sind. Zu dieser Zeit fehlt die Lichtreaktion auf der normal innervierten Seite. Später, wenn auch das Ganglion abgestorben ist, ist sie wieder vorhanden. Für die Hemmungswirkung spricht die auffallende Blässe der operierten Mantelhälfte kurz nach der Mantelnervendurchschneidung. Diese starke Blässe war schon Fredericq (23) besonders aufgefallen, und Phisalix (61) bemerkt ausdrücklich, man könne dabei an eine aktive

durch Muskelwirkung hervorgerufene maximale Verkleinerung der Chromatophoren denken. Eine solche Annahme ist aber nicht notwendig, und außerdem ist es nicht wahrscheinlich, daß die CHUNschen Bogenfasern eine aktive Verkleinerung hervorzurufen vermögen. Die starke Blässe nach der Operation wird vollkommen durch die maximale Hemmungswirkung des Ganglions erklärt, das nach der Operation in einer starken Erregung sich befindet. Sobald diese nachläßt und das Ganglion allmählich funktionsunfähig wird, verringert sich die Blässe der operierten Mantelhälfte, und es tritt allmählich eine dunklere Färbung auf. In zwei weiteren Versuchsreihen hat FUCHS das Stellarganglion exzidiert bzw. die Stellarnerven durchschnitten. Beide Versuchsreihen haben übereinstimmende Resultate ergeben. Unmittelbar nach dem



Fig. 22. *Eledone*, $2^1/_2$ Tage nach Exstirpation des rechten Stellarganglions. Belichtung des Bassins. (Nach FUCHS.)

Eingriff ist die operierte Seite infolge der direkten Reizwirkung der Durchschneidung deutlich dunkler als die normal innervierte Seite, aber diese Dunklung verschwindet verhältnismäßig rasch und macht dann einer starken Blässe Platz. Die so operierten Tiere zeigen auch dann, wenn sie wenige Tage nach der Operation sterben, die starke Dunklung der gelähmten Seite bei Lichtwirkung. Aus allen diesen Beobachtungen schließt FUCHS, daß das Stellarganglion ein hemmendes Zentralorgan für die koloratorischen Funktionen ist. Auch HOFMANN hatte sich die Frage nach der Existenz peripherer hemmender Nervenfasern vorgelegt, weil nach starker elektrischer Reizung der Haut-

nerven ein längere Zeit anhaltendes Erblassen eintritt. An abgeschnittenen *Octopus*-Armen können sogar vorher eben expandierend wirkende Schwellenreize später ein Erblassen hervorrufen. Aber Hofmann (38) weist darauf hin, daß diesem Erblassen stets wenigstens ein kurzer schwacher Anfangstetanus der Chromatophoren vorausgeht, der allerdings leicht übersehen werden kann. Es handelt sich also nur um eine scheinbare Hemmung, welche Hofmann als rasche Ermüdung degenerierender Nervenfasern auffaßt, so daß Hofmann die Existenz hemmender Nervenfasern vollkommen in Abrede stellt. Die Untersuchungen von Fuchs, welche erst nach denen von Hofmann erschienen sind, müssen uns aber trotz Hofmanns Meinung in der Annahme hemmender Nervenfasern bestärken. Koloratorische Hemmungszentren im Gehirn haben Phisalix (61) und v. Uexküll (77) angenommen, worauf noch später eingegangen werden wird.



Fig. 23. *Eledone,* 2½ Tage nach Exstirpation des rechten Stellarganglions. Verdunkelung des Bassins. (Nach Fuchs.)

Wir wenden uns nun zu den Versuchen über den Einfluß des Nervensystems der Arme auf die Färbung. Die Achsenstränge der Octopoden und Decapoden zeigen zwar einen etwas verschiedenen anatomischen Bau, aber bei beiden Unterordnungen bestehen die Achsenstränge aus bestimmt angeordneten Ganglienzellenanhäufungen und Nervensträngen; zu diesem Nervensystem kommen noch die intramuskulären Ganglienzellenleisten sowie die Saugnapfganglien und endlich finden sich noch zerstreute Ganglienzellen im Stiel der Saugnäpfe bei den Decapoden. Die genaueren Angaben über die Anatomie dieser Nervensysteme hat V. Bauer (5) in seiner Einführung in die Physiologie der Cephalopoden übersichtlich dargestellt. Die ersten Versuche über die Wirkung des Armnervensystems hat Colasanti (18) angestellt. Nach seiner Darstellung besteht der Achsenstrang des Armes aus einer Anzahl regelmäßiger Anschwel-

lungen, den Ganglien, deren Zahl jener der Saugnäpfe entspricht. Die genauere Untersuchung hat aber ergeben, daß der Armnerv in seiner ganzen Ausdehnung mit Ganglienzellen besetzt ist, die bestimmt angeordnet sind. Der Achsenstrang stellt ein bilateral symmetrisches Zentralnervensystem dar, von dem die peripheren Nerven entspringen, welche nach COLASANTI keine eingeschaltenen Ganglienzellen enthalten. Dieser letzteren Angabe widerspricht STEINACHS (72) Beobachtung, der in den peripheren Armnerven einzelne oder ganze Nester von Ganglienzellen beschreibt. Dagegen hat auch STEINACH in der Chromatophorenschicht der Haut keine Ganglienzellen aufgefunden. Der Achsenstrang entspringt nach KLEMENSIEWICZ (46) aus dem Ganglion pedale, während der Mantelnerv aus dem Ganglion viscerale des Gehirns kommt.

Die elektrische Reizung des Achsenstranges abgeschnittener Arme bewirkt Kontraktion der Armmuskeln, Bewegung der Saugnäpfe, sowie Expansion der Chromatophoren; diese drei Reaktionen sind zwar konstant vorhanden, aber niemals gleich stark, indem bald die eine, bald die andere überwiegt. Diese Beobachtungen COLASANTIS (18) sind von KLEMENSIEWICZ (46), FREDERICQ (23) sowie STEINACH (72) und HOFMANN (41) bestätigt worden, wobei letztgenannter Autor die Beobachtung machte, daß an frischen Armnerven schwächere Reize Bewegung hervorrufen, während Färbungseffekte stärkere Reize erfordern. Die Wirkung verschiedener Stromstärken auf die Armnerven wurde auch von FRÖHLICH (26) untersucht; schwache Ströme erzeugen einen Anfangstetanus der Chromatophoren, mittelstarke Ströme bewirken Pulsieren und starke Ströme bewirken einen dauernden Tetanus, also andauernde starke Dunklung der Haut. Mit Hilfe der unipolaren Reizmethode hat v. UEXKÜLL (76, 77) die Lage der koloratorischen Nervenbahnen näher bestimmt. Nach v. UEXKÜLL (76) besteht der Achsenstrang aus drei voneinander gut abzugrenzenden Partien, nämlich zwei dorsalen Nervenbündeln und einem ventralen, welch letzteres von einer Ganglienzellenschicht umgeben ist. Die beiden dorsalen Nervenbündel enthalten die koloratorischen Fasern für die entsprechenden Seiten der Armhaut. Bei *Octopus* überleben die koloratorischen Nerven die übrigen motorischen Nervenfasern sehr lange, was bei *Eledone* nicht der Fall ist. Reizt man den freigelegten, an der Reizstelle nicht durchschnittenen Achsenstrang etwa in der Mitte eines Armes mit schwachen Strömen, so tritt eine Dunkelfärbung der Haut nur in der Peripherie auf, während die übrigen motorischen Effekte, Armbewegung und Saugnapfbewegungen, an beiden Enden des gereizten Armstranges zu beobachten sind. Daraus schließt v. UEXKÜLL (77), daß die koloratorischen Nerven die einzigen Nervenstränge sind, die nur zentrifugal leiten und sich an keinerlei Reflexen beteiligen sollen.

Die Versuche über die koloratorischen Wirkungen des Achsenstranges stellen gleichsam ein Bindeglied zu den koloratorischen Funktionen des eigentlichen Zentralnervensystems im engeren Sinne dar, die wir nun in den folgenden Ausführungen erörtern wollen. Bevor wir aber darauf eingehen, ist es nötig, eine kurze Uebersicht über den anatomischen Bau des Zentralnervensystems zu geben.

Das Gehirn stellt eine Reihe von Ganglien dar, welche den Oesophagus ringförmig umgeben, die Supra- und Subösophagealportion, die jederseits durch eine vordere und hintere Kommissur miteinander verbunden sind. Die Subösophagealportion besteht aus drei symmetrisch gebauten Doppelganglien, dem Brachialganglion, von dem die Armnerven entspringen, dem Pedalganglion, das die Trichternerven abgibt, und endlich dem Visceralganglion, aus welchem die

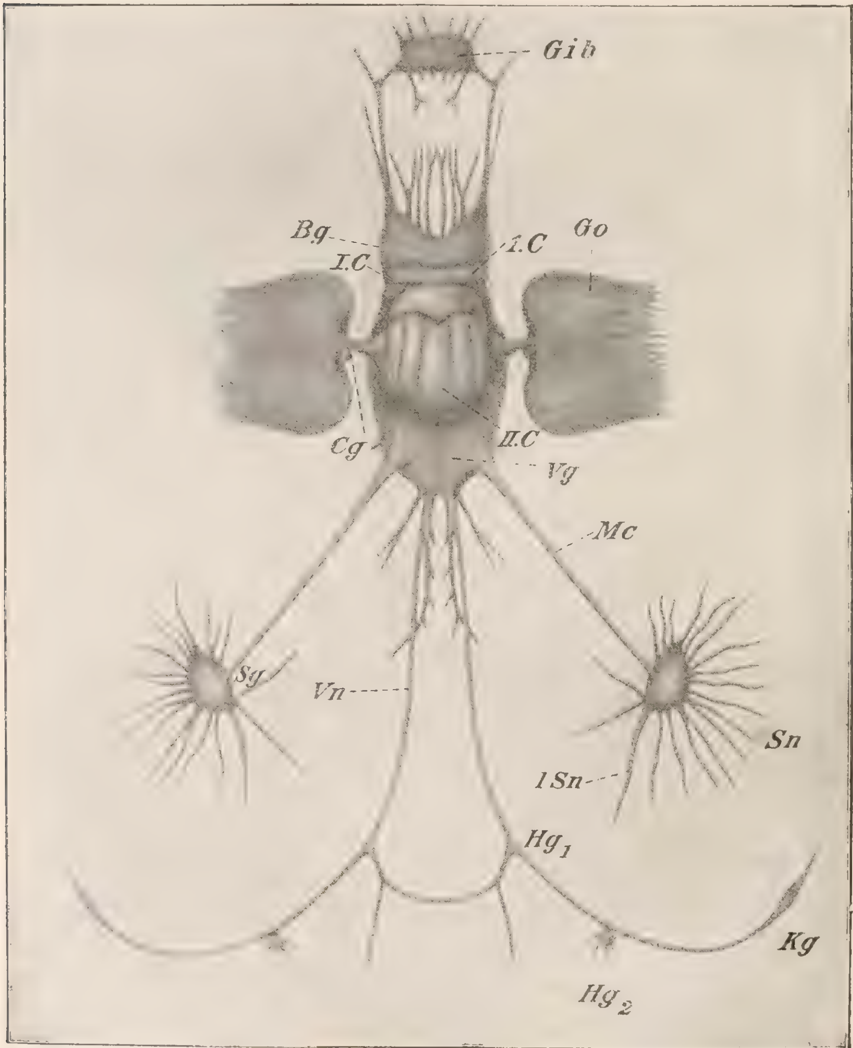


Fig. 24. Uebersichtsbild des Nervensystems von *Eledone moschata*. *Bg* Buccalganglion, *1.C* 1 Zentralganglion, *I.C*, *II.C* 1. und 2. Cerebralganglion, *Cg* Kolorationsganglion, *Gib* Ganglion intrabuccale, *Go* Ganglion opticum, Hg_1, Hg_2 1. und 2. Herzganglion, *Kg* Kiemenganglion, *lSn* langer Stellarnerv, *Mc* Mantelkonnektiv (Mantelnerv), *Sg* Stellarganglion, *Sn* Stellarnerven, *Vg* Visceralganglion, *Vn* Visceralnerven. (Nach Jatta.)

Eingeweidenerven und die Mantelkonnektive kommen. Das Brachialganglion wird durch die vordere große Kommissur (vordere Seitenkommissur) mit der Supraösophagealportion verbunden, während die hintere große Kommissur an der Vereinigungsstelle von Pedal- und Visceralganglion eintritt. Die Supraösophagealportion besteht bei *Eledone* aus 6, bei *Sepia* aus 5 Ganglien. Bei Octopoden liegt am weitesten nach vorn das Buccalganglion (v. UEXKÜLL, 77) oder Supraösophagealganglion (DIETL, 21), dann folgen die drei Zentralganglien und zwei Cerebralganglien, welch letztere den drei Zentralganglien aufsitzen. Aus dem oberen dickeren Stiel der hinteren Seitenkommissur entspringt der Tractus opticus. Außer diesen Ganglien kommen für uns noch einige weitere Ganglien in Betracht, nämlich die Ganglia optica, welche durch die Pedunculi oder Tractus optici mit der hinteren Seitenkommissur in Verbindung stehen und ferner die Ganglia pedunculi, auch Kolorationsganglien genannt, welche dem Tractus opticus mit einem kurzen Stiel aufsitzen, ferner die Stellarganglien, welche durch das Mantelkonnektiv (Mantelnerv) mit dem Visceralganglion verbunden sind und endlich die Ganglienstränge der Arme, deren Längskommissuren aus den Brachialganglien des Ge-

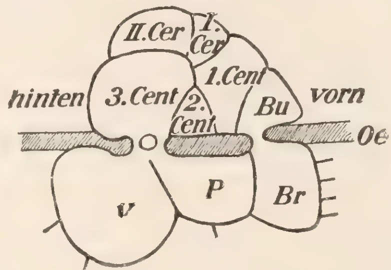


Fig. 25. Gehirn von *Eledone* von der rechten Seite gesehen, *Br* Brachialganglion, *Bu* Buccalganglion, *1., 2., 3. Cent* 1., 2. 3. Zentralganglion, *I., II. Cer* 1., 2 Cerebralganglion, *Oe* Oesophagu, *P* Pedalganglion, *V* Visceralganglion. (Nach DIETL und MAGNUS aus BAUER, Einführung in die Physiologie der Cephalopoden.)

hirns entspringen. Erwähnt sei noch, daß dem Buccalganglion der Octopoden das Ganglion suprabuccale der Decapoden entspricht. Bezüglich der genaueren anatomischen und histologischen Details sei wiederum auf die Darstellung BAUERS (5) verwiesen.

In den vorhergegangenen Ausführungen war bereits vielfach davon die Rede, daß die Färbung unter dem Einfluß des Gehirns steht, ja sogar willkürlicher Farbenwechsel wurde vielfach angenommen. Die experimentellen Untersuchungen über den Einfluß des Gehirns auf die Färbung beginnen aber erst mit den gleichzeitigen Arbeiten von FREDERICQ (23) und KLEMENSIEWICZ (46). FREDERICQ (23) erwähnt, daß die Tintenfische im Leben eine mittlere Färbung aufweisen, weil die Chromatophorenmuskeln sich in einer tonischen Erregung befinden; das Tonuszentrum soll im unteren Schlundring liegen, weil die Abtragung der Ganglien des oberen Schlundringes keine Veränderung der Färbung herbeiführt. Viel genauer und umfangreicher sind die Untersuchungen von KLEMENSIEWICZ (46). Zuerst soll das Ergebnis der Reizversuche erwähnt werden. Reizung der Tractus optici (KLEMENSIEWICZ nennt sie Pedunculi optici) mit mittelstarken Induktionsströmen bewirkt eine Verdunklung der entsprechenden Körperhälfte, ohne daß dabei eine Kontraktion der Haut und anderer Muskeln eintritt. Der gleiche Erfolg tritt ein bei obenflächlicher nicht zu starker Reizung der mitt-

leren Partie des Ganglion opticum. Senkt man aber die Elektroden zu tief ein, so erhält man lebhafte Arm- und Mantelbewegungen. Dagegen hat eine oberflächliche Reizung der Cerebralganglien keine Färbungseffekte; die nach tiefem Einstechen der Elektroden zugleich mit Muskelbewegungen auftretenden Verdunklungen der Haut rühren von Reizungen des Ganglion pedale und viscerale, sowie der daraus entspringenden Nerven her. Die Reizung des Ganglion pedale hat Armbewegungen und Hautverdunklung, die des Ganglion viscerale Mantelbewegung und Verdunklung der Mantelhaut zur Folge. Auch Bewegungen und Färbung des Trichters kann durch Reizung des mittleren Teiles des unteren Schlundringes erzielt werden.

Nach Durchschneidung eines Pedunculus tritt bei schwacher elektrischer Reizung des anderen Pedunculus der Erfolg auf der gereizten Seite ein, bei starken Reizungen kommt Dunkelfärbung des ganzen Tieres zustande. Dagegen hat die Reizung des Ganglion opticum auf der durchschnittenen Seite keinen Erfolg, wohl aber die Reizung des zentralen Stumpfes oder der Schnittfläche des Pedunculus. Es ziehen somit alle vom Ganglion opticum ausgehenden koloratorischen Bahnen durch die Pedunculi. Eine quere Durchtrennung des ganzen Schlundringes (von rechts nach links) in frontaler Richtung im hinteren Abschnitt des Ganglion cerebrale bedingt Verlust des Farbenwechsels der hinteren Körperhälfte, wenn man nun von den Pedunculis oder einem anderen wirksamen Punkt der Gehirnoberfläche reizt. Dagegen zeigen unter diesen Verhältnissen die vordere Körperhälfte, nämlich Kopf, Arme und Trichter eine Dunkelung. Auf der vorderen Schnittfläche kann man die koloratorischen Bahnen in der Nähe der Durchtrittsstelle des Oesophagus in der Höhe des Cerebralganglions auffinden. Auf der hinteren Schnittfläche liegen aber die koloratorischen Bahnen bereits in der Subösophagealportion, denn die Reizung dieses Teiles in der Nähe des Oesophagusdurchtrittes bewirkt Dunkelfärbung und Muskelbewegung, während die Reizung der der Supraösophagealportion angehörigen hinteren Schnittfläche keinen Erfolg aufweist. Verlegt man den Schnitt weiter nach vorn, also vor oder an die vordere Grenze des Cerebralganglions, so kann man die vordere Körperhälfte von der sonst wirksamen Reizung der Pedunculi und des Ganglion opticum ausschalten. Bei intaktem Zentralnervensystem führt eine schwache elektrische Reizung der Pedunculi und Ganglia optica in der Nähe der Ganglia pedunculi eine totale Expansion der Chromatophoren des gesamten Tieres herbei, ohne daß andere Reizerfolge, z. B. Muskelbewegungen, mit auftreten, so daß an diesen Stellen ein koloratorisches Zentrum gelegen ist. Durchschneidet man einer *Eledone* beide Pedunculi, so wird das Tier nach einer vorübergehenden Dunkelfärbung (direkte Reizwirkung des Schnittes) mittel hellgrau. Diese Tiere haben nach Klemensiewicz die reflektorische Farbenänderung auf Lichtreize verloren, sie passen sich auch nicht mehr der Farbe des Grundes an, dagegen ist die reflektorische Verdunklung der Tiere nach direkter Hautreizung noch vorhanden. Klemensiewicz schließt aus diesem Versuch, daß durch die Durchschneidung der Pedunculi nur jene koloratorischen Bahnen unterbrochen worden sind, welche vom

Auge ausgehende Chromatophorenreflexe vermitteln. Endlich sei noch erwähnt, daß die koloratorischen Bahnen in den Ganglia optica, in bestimmten Teilen der Pedunculi und im mittleren und oberen Teil der Commissura optica noch gut isoliert sind. Erst auf der Bahn durch den Schlundring zu den verschiedenen peripheren Nerven mischen sich den koloratorischen Bahnen motorische Fasern zu.

Zu wesentlich anderen Resultaten ist Phisalix (58, 61) gekommen. Da seine Versuchsergebnisse weder mit denen von Klemensiewicz noch mit jenen von v. Uexküll, auf die später eingegangen werden wird, übereinstimmen, so wäre eine Wiederholung der Versuche von Phisalix sehr erwünscht, zumal auch seine Darstellung der Versuche nicht übermäßig klar erscheint, vor allem schon deshalb, weil die einzelnen Gehirnabschnitte, an denen die Durchschneidungs- und Reizversuche vorgenommen wurden, nicht genügend genau anatomisch präzisiert werden. Auch Phisalix (58) verlegt die Kolorationszentren in die Schlundganglien. Die Zerstörung der hinteren Lappen der unteren Schlundganglien hat Erblassen des ganzen Körpers zur Folge, aber das Ganglion selbst ist kein Chromatophorenzentrum, sondern die koloratorischen Bahnen ziehen nur durch dasselbe hindurch. Die Zerstörung des Mittellappens führt zu einer vollkommenen Lähmung der Chromatophoren, Halbseitendurchschneidung dieses Lappens bewirkt eine Lähmung der Chromatophoren auf der gekreuzten Körperhälfte. Der vordere Lappen enthält keine koloratorischen Zentren. Eine oberflächliche Verletzung der oberen Schlundganglien läßt gleichfalls keine koloratorischen Effekte erkennen, dagegen zeigt eine tiefe Verletzung, Einstechen eines glühenden Eisens durch die Cerebralganglien bis zum Nervus opticus, eine vollständige Lähmung der Chromatophoren der gleichen Seite.

Reizung der Cerebralganglien mit schwachen Strömen führt manchmal zu einer sehr starken Blässe des Tieres, dagegen bedingt einseitige Zerstörung dieses Teiles eine bleibende Expansion der Chromatophoren der gekreuzten Seite, so daß Phisalix (61) in den Cerebralganglien Hemmungszentren erblickt. Auf Grund der letzterwähnten Beobachtung hat Phisalix die Frage nach der Existenz der Hemmungszentren weiter untersucht und findet, daß Reizung der Pedunculi optici und Ganglia optica mit schwachen faradischen Strömen ein Erblassen der Haut hervorruft, ja bei ermüdeten oder erschöpften Präparaten tritt auch bei Anwendung starker Ströme, die sonst eine Verdunklung bewirken, Erblassen auf. Die gleiche Hemmung ist auch bei schwacher Reizung der Nervi und Ganglia optica zu erzielen oder durch starke Reizung nach vorausgegangener Ermüdung dieser Teile. Sehr charakteristische Folgen soll die Abtragung der Cerebralganglien und seiner Verbindungen mit dem unteren Schlundganglion nach sich ziehen. Nach Durchtrennung der rechten Seite wird das Tier auf dieser Seite blaß, aber diese Blässe verschwindet, wenn die linke Seite der Cerebralganglien gleichfalls durchtrennt wird. Nach einigen Stunden zeigen diese Tiere eine sehr starke Erhöhung der reflektorischen Erregbarkeit der Chromatophoren, indem bei leichter Berührung der Haut eine maximale Expansion der Chromatophoren auftritt. Aus allen Versuchen schließt Phisalix, daß die Cerebralganglien eine wesentliche Rolle beim Erblassen des

Tieres spielen; sind sie vollkommen durchtrennt, dann tritt auch bei Reizung des zentralen Stumpfes des Mantelnerven oder der Pedunculi optici das sonst von Phisalix beobachtete Erblassen nicht mehr ein. Die Hemmungszentren können sich gegenseitig vertreten, denn solange ein Hemmungszentrum intakt ist, breitet sich der „Bläss ereflex“ auf das ganze Tier aus. Allerdings kann bei einseitiger Verletzung der Reflex auf die verletzte Seite beschränkt bleiben, sobald aber starke Reize einwirken, greift er auch auf die andere Seite über.

Eine besondere Stellung nehmen die Chromatophoren der sogenannten Augenflecke ein, die besonders bei *Sepia* als dunkle Flecke der sonst blassen Mantelhaut des Rückens erscheinen. Die Chromatophoren der Augenflecke sollen nach Phisalix unter der Herrschaft eigener, im übrigen unabhängiger Zentren stehen, welche mit den Pedunculi und Ganglia optica Beziehungen haben; denn Abschnürung der Ganglia optica läßt die Augenflecke auf der verletzten Seite sofort hervortreten, die dann dauernd bestehen bleiben. Dagegen hat eine Durchschneidung der Pedunculi eine dauernde Blässe des Augenfleckes der verletzten Seite zur Folge. Es ist daher nach Phisalix das nervöse Zentrum der Augenflecke direkt beeinflußt durch das Sehorgan.

Die in den Cerebralganglien gelegenen Hemmungszentren sind nach Phisalix unentbehrlich für das Gleichgewicht und die Koordination der Chromatophoren, sie spielen eine außerordentlich wichtige Rolle bei der Anpassung der Hautfärbung an die Farbe des Grundes, sowie bei der Färbung des ruhenden Tieres. Bei der großen Wichtigkeit der Angaben Phisalix’ wäre eine exakte Nachprüfung dieser Befunde unbedingt notwendig, da manche Bedenken gegen die Arbeiten von Phisalix nicht zu unterdrücken sind.

Endlich hat v. Uexküll (77) in einer Reihe von Versuchen an *Eledone* den Einfluß des zentralen Nervensystems auf die Chromatophoren untersucht, wobei er in den meisten wesentlichen Punkten zu mit Klemensiewicz (46) übereinstimmenden Resultaten gelangt ist. Nach Durchschneidung der Brachialganglien werden die Arme blaß, nach Durchschneidung der Pedalganglien die Arme, ein entsprechender Anteil des Kopfes und des Trichters und endlich nach Durchschneidung der Visceralganglien der Mantel. Halbseitige Durchschneidung der betreffenden Ganglien bedingt Erblassen der entsprechenden Körperabschnitte auf der operierten Seite. Die tiefe Durchschneidung der beiden hinteren Kommissuren führt ein Erblassen des ganzen Tieres herbei, während einseitige Durchschneidung nur zu Erblassen der zugehörigen gleichseitigen Körperhälfte führt. Dagegen hat Reizung des peripheren Stumpfes eine Dunkelfärbung zur Folge. Die vordere Kommissur und das Buccalganglion enthalten keine koloratorischen Bahnen oder Zentren, denn Reizung oder Durchschneidung dieser Gebilde hat keine Färbungseffekte zur Folge. Es verlaufen demnach alle koloratorischen Bahnen durch die hintere Kommissur. Das nach einer tiefen Durchschneidung der hinteren Kommissur unterhalb des Eintrittes des Pedunculus auftretende Erblassen ist ein dauerndes. Die Reizung der Zentralganglien auf der gesunden Seite hat eine tiefbraune Färbung dieser Seite zur Folge,

die gleiche Färbung dieser Seite tritt aber auch auf, wenn man die Zentralganglien der operierten Seite reizt, demnach hat das Zentralganglion außer seiner gleichseitigen auch noch eine gekreuzte Wirkung, welch letztere im Visceralganglion nicht vorhanden ist. Am leichtesten sind Färbungsreflexe vom Ganglion pedunculi zu erzielen, von dem aus keine Bewegungen ausgelöst werden. Auch vom Ganglion opticum wird allerdings nach starker Reizung Dunkelfärbung der Haut bzw. entsprechenden Körperhälfte erzielt, wobei Atem-, Schwimm- und Hautmuskelbewegungen mit auftreten. Die Opticusfasern sollen nach v. UEXKÜLL sowohl Färbungs- als Entfärbungsfasern für das Auge enthalten, jedoch sind die diesbezüglichen Versuche von v. UEXKÜLL keineswegs einwandfrei. Endlich hat v. UEXKÜLL einen eigenen feinen Kolorationsnerven für die Iris beschrieben, der mit dem Pedunculus zum Ganglion opticum tritt, und dessen Reizung eine Braunfärbung der Iris ergibt.

Aus der Darstellung über die Kolorationszentren können wir heute wohl bereits mit Sicherheit sagen, daß solche vor allem in den Ganglia pedunculi und in den Zentralganglien gelegen sind, ob es aber im Gehirn Entfärbungszentren gibt, wie sie auf Grund der Versuche von PHISALIX (61) anzunehmen wären, ist noch eine offene Frage, weil, wie bereits gesagt, die Versuche von PHISALIX aus mehrfachen Gründen einer Kontrolle dringend bedürfen.

10. Der Tonus der Chromatophoren.

Den Schluß dieser Ausführungen über die Physiologie des Farbenwechsels der Cephalopoden soll eine Betrachtung über den Tonus der Chromatophoren bilden, nachdem die Tonusfrage gerade durch die neuesten Arbeiten von HOFMANN (38, 39), FUCHS (29) und FRÖHLICH (26) in den Vordergrund des Interesses und der Diskussion gerückt worden ist. Es ist schon mehrfach darauf hingewiesen worden, daß P. BERT (6) zuerst eine tonische Erregung der Chromatophoren annahm, und daß FREDERICQ (23) diesen Tonus als einen vom Zentralnervensystem ausgehenden ansah, der bewirkt, daß die Chromatophoren beim unerregten lebenden Tier in einem mittleren Expansionszustand sich befinden. Dieser Meinung schließt sich auch PHISALIX (61) an, ebenso RABL (63) und CHUN (16), nur hält der letztere den jeweiligen Expansionszustand für die Resultierende der tonisch erregten Radiärmuskeln und ihrer Antagonisten, den Bogenfasermuskeln, während PHISALIX und RABL in den elastischen Kräften der Zelle die Antagonisten der Radiärfasern erblicken. Eine wesentlich andere Anschauung über das Zustandekommen des Tonus der Chromatophoren vertritt hingegen STEINACH (72), der ihn nicht als einen von den Zentren ausgehenden autogenen ansieht, sondern als einen durch die nervösen Zentralorgane vermittelten Reflextonus betrachtet, der durch zentripetal geleitete Erregungen ausgelöst wird, welche von den Saugnäpfen ausgehen, weil Verlust der Saugnäpfe den spontanen Farbenwechsel aufhebt.

Eine neue Wendung erhielt die Tonusfrage durch die Beobachtungen HOFMANNS (39), die von FUCHS (29) bestätigt worden sind; die nach Nervendurchschneidung auftretende Blässe verschwindet wieder und macht einer allmählich dunkler werdenden Färbung Platz. Da die Versuche von HOFMANN und FUCHS bereits vorher

ausführlich besprochen worden sind, so kann hier von einer neuerlichen Beschreibung der Versuche abgesehen werden, doch sollen noch einige dort nicht erwähnte Beobachtungen hier eingefügt werden.

Wurde bei Tieren, denen vor einiger Zeit einzelne Hautnerven durchschnitten worden waren, und die an den betreffenden gelähmten Stellen bereits eine dunklere Färbung aufwiesen, der Mantelnerv derselben Seite durchschnitten, so erblaßt die zugehörige Seite des Mantels mit Ausnahme der schon vorher dunkler gewesenen Stellen. Diese Wiederkehr der Färbung bezieht Hofmann (39) auf einen peripheren Tonus, der vom Zentralnervensystem unabhängig ist. Daß der Chromatophorentonus der gelähmten Seite nicht von der normal innervierten Seite ausgeht, beweist Hofmann durch folgenden Versuch. War bei Tieren nach vorhergegangener einseitiger Mantelnervendurchschneidung auf dieser Seite bereits der peripherogene Tonus der Chromatophoren ausgebildet, so wurde dann der andere Mantelnerv durchschnitten oder der Kopf des Tieres abgetragen; dann zeigte das Tier auf der frisch operierten Seite eine starke Blässe, während die bereits früher gelähmte Seite dunkel blieb. Als weiterer Beweis für die periphere Natur des Tonus wird hervorgehoben, daß alle nervenlähmenden Gifte den Tonus beseitigen. Lichtwirkung soll nach Hofmann für das Zustandekommen des Tonus nicht in Frage kommen, weil im dunklen Bassin gehaltene Tiere auf der vor längerer Zeit gelähmten Seite immer dunkler sind als auf der normal innervierten Seite, ebenso sind Temperaturschwankungen des Wassers bedeutungslos. Die Ursachen für den peripherogenen Tonus der Chromatophoren sind nach Hofmann in erster Linie in Stoffwechselprodukten des Tieres zu suchen; denn Tiere, die sich nach der Operation in schlechter Verfassung befinden, zeigen einen stärkeren Tonus als sich wohlbefindende Tiere. Uebrigens sei hier noch bemerkt, daß der Tonus bei *Sepia* wesentlich stärker ausgebildet ist als bei den widerstandsfähigeren Arten, *Eledone* und *Octopus*. Die Hauptursache für das Zustandekommen des Tonus erblickt Hofmann in der expandierenden Wirkung des Sauerstoffes, obgleich ein gewisser Grad von Kohlendioxydvergiftung an der Aufrechterhaltung des Tonus mitbeteiligt zu sein scheint. Außerdem wirkt noch die gesteigerte mechanische und thermische Erregbarkeit auf der gelähmten Seite mitunterstützend.

Wenngleich auch die Wichtigkeit der von Hofmann hervorgehobenen Momente für das Zustandekommen der Färbung nach Nervendurchschneidung nicht in Abrede gestellt werden soll, so müssen wir doch fragen, warum wirken all diese Reize auf der gelähmten Seite stärker als auf der normalen? Denn die Tatsache, daß sie eine diesbezügliche stärkere Wirkung haben, ist noch keine genügende Erklärung für die stärkere Wirkung auf der gelähmten Seite. Da treten nun die Versuche von Fuchs (29) ergänzend ein, der nachgewiesen hat, daß das Stellarganglion einige Zeit nach der Mantelnervendurchschneidung funktionsunfähig wird. Auf Grund der von Fuchs entwickelten Anschauungen, denen zufolge nach Ausschaltung des Stellarganglions hemmende Einflüsse wegfallen, ist sofort eine Erklärung für die stärkere Wirkung der von Hofmann angeführten Reize gefunden. Nur in einem Punkte bedürfen Hofmanns Ausführungen noch einer Abänderung, indem

das Licht, wenn es einwirken kann, sicher eine expandierende Wirkung auf die Chromatophoren ausübt, also auch an dem Zustandekommen des sogenannten peripherogenen Tonus mitbeteiligt ist. Denn die Versuche von FUCHS haben die Lichtreaktion der Chromatophoren auf der durch Mantelnervendurchschneidung gelähmten Seite vollkommen außer Zweifel gestellt. Das ist kein Widerspruch gegen HOFMANNS Beobachtung, daß solche Tiere auch im Dunklen auf der gelähmten Seite stärker gefärbt sind als auf der normalen, denn unter den angegebenen Verhältnissen reichten eben die anderen Reize zur Aufrechterhaltung der dunkleren Färbung vollkommen aus. Haben wir nach dieser Auffassung des Zustandekommens des sogenannten peripherogenen Tonus noch das Recht von Tonus zu sprechen? Wenn wir jeden dauernden Erregungszustand lebender Gewebe ohne Rücksicht auf den Mechanismus seines Zustandekommens als Tonus bezeichnen, dann ist auch diese Bezeichnung für das in Rede stehende Phänomen berechtigt und wird durch die Hinzufügung des Wortes „peripherogen“ genügend charakterisiert. Sobald wir aber den Tonus als eine ausschließliche Funktion des Nervensystems, insbesondere der Nervenzellen ansehen, dann wäre die Bezeichnung „Tonus“ unzulässig, da es sich hier aller Wahrscheinlichkeit nach um direkte Reizwirkungen auf die Chromatophoren handelt, welche nur infolge des Ausfalles hemmender Wirkungen des Nervensystems besonders deutlich in Erscheinung treten.

Endlich hat FRÖHLICH (26) die Meinung ausgesprochen, daß der nach Abtragung oder Ausschaltung des Zentralnervensystems auftretende Tonus als Entartungsreaktion aufzufassen sei. Den Sitz des Tonus verlegt FRÖHLICH in ein hypothetisches Nervenendorgan, das zwischen den Nerven und den Chromatophorenmuskeln gelegen ist. FRÖHLICH stützt seine Anschauung auf folgende Beobachtungen. Der an abgetrennten Armen sich entwickelnde Tonus der Chromatophoren (Dunkelfärbung der Haut) tritt schon kurze Zeit, oft schon nach einer halben Stunde nach der Amputation ein; er tritt um so früher ein, wenn das Tier vorher geschädigt oder durch vorhergegangene Reizungen ermüdet war. Dagegen tritt der Tonus an Präparaten, welche gegen äußere Reize geschützt gehalten werden, erst mehrere Stunden nach der Abtrennung auf. Die Tonuszunahme ist eine „scheinbare Erregbarkeitssteigerung“ infolge der vorangegangenen Schädigungen des Präparates. Frisch amputierte Arme von *Octopus macropus* zeigen zwar keinen Chromatophorentonus, wohl aber tonische Nachwirkungen nach elektrischer Reizung des Achsenstranges, indem die Chromatophorenexpansion die Reizung überdauert. Allerdings fehlt bei starken Reizen die tonische Nachwirkung. Im Beginn der Tonusentwicklung der Chromatophorenmuskeln ist die faradische Reizbarkeit des Achsenstranges noch unverändert, später dagegen erhöht oder vermindert. Zur Zeit, wo die faradische Erregbarkeit vermindert ist, ist die galvanische erhöht, sie erreicht ihr Maximum 4—8 Stunden nach der Amputation und nimmt dann ab. Am folgenden Tage ist die Nervenreizung bereits unwirksam, aber direkte mechanische Reizung löst bereits einen langdauernden Lokaleffekt aus; der Tonus erlischt bei Sauerstoffmangel. Die nach Ausschaltung des Nervensystems sich an den Chromatophoren entwickelnde Entartungsreaktion ist eine Veränderung der Funktion infolge des Absterbens, der Ermüdung und anderer

Schädigungen. Fröhlich glaubt, daß unter normalen Verhältnissen kein peripherer Tonus der Chromatophoren besteht, und deshalb auch periphere Hemmungen keine Bedeutung haben, da unter normalen Verhältnissen die Hemmung der Chromatophorentätigkeit durch die von Phisalix entdeckten Hemmungszentren im Gehirn erfolgt. Nun sind aber die Phisalixschen Hemmungszentren keineswegs nachgewiesen, so daß wir in unseren Erklärungsversuchen damit nicht rechnen können. Daß an abgeschnittenen Armen namentlich nach Schädigung oder Ermüdung der Präparate sich sehr bald der peripherogene Tonus einstellt, spricht keineswegs gegen die Bedeutung des Ausfalles von Hemmungen beim Zustandekommen der Bräunung, da vielleicht die in den Armen gelegenen Hemmungszentren rascher absterben als die Stellarganglien, oder es fehlen solche Zentren in den Armen überhaupt. Wenn gewisse Erscheinungen der Chromatophorenreaktion auch eine Aehnlichkeit mit der Entartungsreaktion darbieten, so genügt das meiner Meinung nach noch nicht, den ganzen Vorgang, die Wiederkehr der Färbung nach Nervendurchschneidung als Entartungsreaktion hinzustellen. Vor allem sprechen dagegen die Versuche von Fuchs (29), daß die Lichtreaktion bei nach der Mantelnervendurchschneidung lange lebenden Tieren auf der gelähmten Seite fast normal wird. Es scheint doch, daß die Wiederkehr der Färbung am einfachsten als direkte Reizwirkung des Sauerstoffes, des Lichtes, mechanischer, thermischer und chemischer Einflüsse auf die von allen Hemmungen befreiten Chromatophoren gedeutet werden kann.

Literatur.

Cephalopoden.

1. **Albini, G.**, *Sui movimenti dei cromatofori nei cefalopodi. Rendiconti dell'Accademia delle scienze fisiche e matem. Sezione della Societa Reale di Napoli, Anno 24 (1885).*
2. **Aristoteles**, *Historia animalium Lib. IV cap. 37.*
3. **Baglioni, S.**, *Physiologische Differenzierung verschiedener Mechanismen des Zentralnervensystems. II. Untersuchungen an Eledone moschata und anderen Wirbellosen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905).*
4. **Ballowitz, E.**, *Ueber den feineren Bau der Muskelsubstanzen. 1. Die Muskelfasern der Cephalopoden. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 39 (1892).*
5. **Bauer, Victor**, *Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitteil. aus d. zool. Station zu Neapel, Bd. 19 (1909).*
6. **Bert, P.**, *Mémoire sur la physiologie de la Seiche. Mémoires de la Soc. des Sc. phys. et nat. de Bordeaux, T. 5 (1867). (Zit. nach van Rynberk, No. 65.)*
7. **Biedermann, W.**, *Ueber den Farbenwechsel der Frösche. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 51 (1892).*
8. **Blanchard, R.**, *Note sur les chromatophores des Céphalopodes. Bull. de la Soc. Zool. de France, T. 7 (1882). (Zit. nach Phisalix, No. 58.)*
9. **Boll, Franz**, *Beiträge zur vergleichenden Histiologie des Molluskentypus. Arch. f. mikrosk. Anat., 1869, Suppl.*
10. **Brücke, E.**, *Vergleichende Bemerkungen über Farben und Farbenwechsel bei den Cephalopoden und bei den Chamäleonen. Sitz.-ber. d. math.-naturwiss. Kl. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. 8 (1852).*
11. — *Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. 4 (1852).*
12. **Carus, C. G.**, *Icones sepiarum in litore maris mediterranei collectarum. Nova acta physico-medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae. Naturae curiosorum, Vol. 12 (1824).*
13. **Carus, Victor J.**, *System der tierischen Morphologie, Leipzig 1853.*

14. **Chéron, Jules,** *Recherches pour servir à l'histoire du systeme nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. Ann. des Sc. nat. (Zoologie et Paléontologie.), Sér. 5, T. 5 (1866).*
15. **delle Chiaije S.,** *Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del Regno di Napoli, Vol. 4, Mem. 2 (Sui cefalopodi), Art. 2 (Cuticola), 1829. (Zit. nach van Rynberk, No. 65.)*
16. **Chun, Carl,** *Ueber die Natur und Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden. Verhandl. d. Deutschen zool. Ges., 12. Vers., Gießen 1902.*
17. — *Die Cephalopoden. Wissenschaftl. Ergeb. d. deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia" 1898—1899. I. Teil Oegopsida, Jena 1910.*
18. **Colasanti, Giuseppe,** *Anatomische und physiologische Untersuchungen über den Arm der Cephalopoden. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., 1876.*
19. **Cuvier, M. le Chevalier,** *Mémoire sur les céphalopodes et sur leur anatomie. Mémoires pour servir à l'hist. et à l'anat. des Mollusques, Paris 1817.*
20. **Darwin, Charles,** *Tagebuch naturgeschichtlicher und geologischer Untersuchungen über die während der Weltumseglung auf I. M. Schiff Beagle besuchten Länder. Deutsche Uebersetzung von Alfred Kirchhoff, Halle 1893 (Hendelsche Bibliothek.)*
21. **Dietl, M. J.,** *Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Tiere, I. Abt. (Cephalopoden Tethys). Sitz.-ber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, math.-naturwiss. Kl., Abt. 1, Bd. 77 (1878).*
22. **Faussek, V.,** *Zur Cephalopodenentwicklung. Zool. Anz., 1896.*
23. **Fredericq, Léon,** *Recherches sur la physiologie du poulpe commun (Octopus vulgaris). Arch. de zool. expér. et génér., T. 7 (1878).*
24. **de la Frenaye, F.,** *Observations sur la mobilité des taches, que l'on remarque sur la peau des Calmars subulé et Sepiole (de Lamarck) et sur coloration spontanée dont les sepiaires paraissant succeptibles. Mémoires de la Soc. Linnéenne du Calvados, Année 1824. (Zit. nach van Rynberk, No. 65.)*
25. **Fröhlich, A.,** *und* **Loewi, O.,** *Scheinbare Speisung der Nervenfasern mit mechanischer Erregbarkeit seitens ihrer Nervenzelle. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21 (1907).*
26. **Fröhlich. Friedrich W.,** *Experimentelle Studien am Nervensystem der Mollusken. 7. Ueber den peripheren Tonus der Cephalopodenchromatophoren und seine Hemmung. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 11 (1910).*
27. **Fuchs, R. F.,** *Zur Physiologie und Wachstumsmechanik des Blutgefäß-Systemes. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 2 (1903).*
28. — *Zur Physiologie der Pigmentzellen. Biol. Ctbl., Bd. 26 (1906).*
29. — *Zur Physiologie der Pigmentzellen, zugleich ein Beitrag zur Funktion des Stellarganglions der Cephalopoden. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 30 Teil 2, (1910).*
30. — *Die elektrischen Erscheinungen am glatten Muskel. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 136 (1910).*
31. **Girod, Paul,** *Recherches sur la peau des céphalopodes. Arch. de Zool. expér. et génér., Sér. 2, T. 1 (1883).*
32. **Grenacher, H.,** *Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden, zngleich ein Beitrag zur Morphologie der höheren Mollusken. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 4 (1874).*
33. **Harless, E.,** *Untersuchungen der Chromatophoren bei Loligo. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 12 (1846).*
34. **Harting, P.,** *Notices zoologiques faites pendant un séjour à Schèveningue. Niederländisches Arch. f. Zool., Bd. 2 (1874/75). (Zit. nach Klemensiewicz, No. 46 und Fredericq, No. 23.)*
35. **Hensen, V.,** *Ueber das Auge einiger Cephalopoden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 15 (1865).*
36. **Hertel, E.,** *Einiges über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 6 (1907).*
37. **Hofmann, F. B.,** *Histologische Untersuchungen über die Innervation der glatten und der ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere und Mollusken. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 70 (1907).*
38. — *Gibt es in der Muskulatur der Mollusken periphere kontinuierlich leitende Nervennetze bei Abwesenheit von Ganglienzellen? I. Untersuchungen an Cephalopoden. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 118 (1907).*
39. — *Ueber einen peripheren Tonus der Cephalopodenchromatophoren und über ihre Beeinflussung durch Gifte. Ebenda.*
40. — *Gibt es in der Muskulatur der Mollusken periphere, kontinuierlich leitende Nervennetze bei Abwesenheit von Ganglienzellen? II. Weitere Untersuchungen an den Chromatophoren der Cephalopoden, Innervation der Mantellappen von Aplysia. Ebenda, Bd. 132 (1910).*
41. — *Chemische Reizung und Lähmung markloser Nerven und glatter Muskeln wirbelloser Tiere. Untersuchungen an den Chromatophoren der Cephalopoden. Ebenda.*

42. **Jatta, Giuseppe,** *I cefalopodi viventi nel golfo di Napoli. Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Herausg. von d. zool. Station zu Neapel, 23. Monogr., Berlin 1896.*

43. **Joubin, L.,** *Sur le développement des chromatophores des céphalopodes octopodes. Compt. rend. hebdomadaires des séances de l'Acad. des Sc. Paris, T. 112 (1891).*

44. **Keferstein, W.,** *in H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 1. Aufl., Bd. 3 Weichtiere, Abt. 2 Cephalopoda, 1862. (Zit. nach van Rynberk, No. 65.)*

45. **Keller, Conrad,** *Beiträge zur feineren Anatomie der Cephalopoden. Bericht über die Tätigkeit der St. Gallischen naturwiss. Gesellschaft während des Vereinsjahres 1872/73.*

46. **Klemensiewicz, Rudolf,** *Beiträge zur Kenntnis des Farbenwechseis der Cephalopoden. Sitz.-ber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, math.-naturwiss. Kl. Bd. 78, Abt. 3 (1878).*

47. **Kölliker, Albert,** *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden, Zürich 1844.*

48. **Kollmann,** *Die Cephalopoden in der zoologischen Station des Dr. Dohrn. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 26 (1876).*

49. **Krukenberg, C. Fr. W.,** *Vergleichend-physiologische Studien an der Adria. Abt. I. Der Mechanismus des Chromatophorenspieles bei Eledone moschata, Heidelberg 1880.*

50. **Langley, J. N.,** *Das sympathische und verwandte nervöse System der Wirbeltiere (autonomes nervöses System). Ergeb. d. Physiol., Jahrg. 2, Abt. 2 (1903).*

51. **Leydig, Franz,** *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, Frankfurt a. M. 1857.*

52. — *Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel. Sitz.-ber. d. naturhistor. Ver. d. preuß. Rheinlande u. Westfalen in Bonn, Jahrg. 33 (1876).*

53. **Milne-Edwards,** *Ueber die Farbenveränderungen des Chamäleons. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., 1834.*

54. **Müller, Heinrich,** *Ueber das Männchen von Argonauta Argo und die Hectocotylen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 4 (1853).*

55. — *in C. Gegenbaur, A. Kölliker und H. Müller. Bericht über einige im Herbst 1852 in Messina angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen. Ebenda.*

56. **Pelvet,** *De l'influence du system nerveux sur les changements de la peau et des mouvements des ventouses chez le poulpe. Compt. rend. hebdomadaires des séances et mémoires de la Soc. de Biol. Paris, 1867. (Zit. nach van Rynberk, No. 65.)*

57. **Phisalix, C.,** *Sur le mode de formation des chromatophores des céphalopodes. Compt. rend. hebdomadaires des séances de l'Acad. des Sc. Paris, T. 102 (1886).*

58. — *Recherches physiologiques sur les chromatophores des céphalopodes. Arch. de Physiol. norm. et pathol., Sér. 5, T. 4 Année 24 (1892).*

59. — *Structure et développement des chromatophores chez les céphalopodes. Ebenda.*

60. — *Note sur les chromatophores des céphalopodes. Réponse à M. Joubin. Compt. rend. hebdomadaires des séances et mémoires de la Soc. de Biol., Sér. 9, T. 4 (1892), Jahrg. 44 der ganzen Reihe.*

61. — *Nouvelles recherches sur les chromatophores des céphalopodes. Centres inhibitoires du mouvement des taches pigmentaires. Arch. de Physiol. norm. et pathol., Sér. 5, T. 4, Année 26 (1894).*

62. **Pouchet, G.,** *Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. norm. et pathol. de l'homme et des animaux, 1876.*

63. **Rabl, Hans,** *Ueber Bau und Entwicklung der Chromatophoren der Cephalopoden, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Haut dieser Tiere. Sitz.-ber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. 109, Abt. 3 (1900).*

64. **Rosenthal, J.,** *Die Physiologie der Atembewegungen und die Innervation derselben. In L. Hermanns Handb. d. Physiol., Bd. 4, Teil 2, Leipzig 1882.*

65. **van Rynberk, G.,** *Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sogenannte chromatische Hautfunktion). Ergeb. d. Physiol., Jahrg. 5 (1906).*

66. **Sangiovanni, Giosue,** *Beschreibung eines bei den Cephalopoden entdeckten besonderen Systemes von Organen. Uebersetzt aus dem Giornale enciclopedico di Napoli, Anno 12, Nr. 9 in Frorieps Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde, Bd. 5 (1823).*

67. — *Description d'un systeme particulier d'organes appartenant aux mollusques céphalopodes. Ann. des Sc. nat., T. 16 (1829).*

68. — *Des divers orders de couleur des Globules chromatophores chez plusieurs mollusques céphalopodes. Description de quelques esèpces nouvelles et particulièrement de l'Argonaute. Ebenda.*

69. **Samassa, V.,** *Bemerkungen über die Chromatophoren der Cephalopoden. Verhandl. d. naturhist.-med. Ver. zu Heidelberg, N. F., Bd. 5 (1893—97).*

70. **Seidlitz, Georg,** *Beiträge zur Deszendenztheorie, Leipzig 1876.*

71. **Solger, Bernh.**, *Zur Kenntnis der Chromatophoren der Cephalopoden und ihrer Adnexa. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 53 (1898).*
72. **Steinach, E.**, *Studien über die Hautfärbung und über den Farbenwechsel der Cephalopoden. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 87 (1901).*
73. — *Ueber die lokomotorische Funktion des Lichtes bei Cephalopoden. Ebenda.*
74. **v. Uexküll, J.**, *Physiologische Untersuchungen an Eledone moschata. Ztschr. f. Biol., N. F., Bd. 10, der ganzen Reihe Bd. 28 (1891).*
75. — *Idem. II. Die Reflexe des Armes. Ebenda, Bd. 12, der ganzen Reihe Bd. 30 (1894).*
76. — *Idem. III. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven. Ebenda.*
77. — *Idem. IV. Zur Analyse der Funktionen des Zentralnervensystemes. Ebenda, Bd 13, der ganzen Reihe Bd. 31 (1895).*
78. **Wagner, Rudolf**, *Ueber das Farbenspiel, den Bau der Chromatophoren und das Atmen der Cephalopoden. Isis, 1833.*
79. — *Ueber die merkwürdigen Bewegungen der Farbenzellen (Chromatophoren) der Cephalopoden und eine mutmaßlich neue Reihe von Bewegungsphänomenen in der organischen Natur. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 7 (1841).*
80. **Waldeyer, W.**, *Ueber die einfachsten Lebenserscheinungen der Organismen. Verhandl. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Aerzte, 49. Vers. in Hamburg, 1876.*
81. **Yung, Emile**, *Recherches expérimentales sur l'action des poisons chez les céphalopodes. Mitt. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 3 (1882).*

IV. Arthropoden.

A. Einleitung.

Wie im vorhergehenden Abschnitt soll auch hier zunächst ein Ueberblick über die Entwicklung unserer Kenntnisse gegeben werden und in großen Umrissen jene Probleme gestreift werden, welchen die verschiedenen Forscher zu verschiedenen Zeiten ihr Augenmerk besonders zuwendeten. Da die größte Anzahl der Arbeiten über den Farbenwechsel der Arthropoden sich auf die Klasse der

Crustaceen

bezieht, so sollen diese eingehend behandelt werden. Dagegen sollen die Tracheaten in dieser Abhandlung überhaupt keine Berücksichtigung finden. weil ich mich nur auf den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel beschränken will und bei den Tracheaten prinzipiell andere Verhältnisse vorliegen.

Die ersten Forscher, welche ihr Augenmerk auf die Färbung der Crustaceen lenkten, begnügten sich damit, die Färbung im speziellen zu beschreiben und einzelne Farbenvarietäten besonders hervorzuheben. Solche Beschreibungen finden sich in vielen alten systematischen und faunistischen Arbeiten (Pallas, 71), besonders aber in der ersten Hälfte des verflossenen Jahrhunderts. So werden von H. Rathke in seiner Fauna der Krym (80) zahlreiche Farben- und Zeichnungsvarietäten von Crustaceen beschrieben, wobei er auch bereits die Veränderung des Pigmentes durch Alkohol erwähnt. Einige im frischen Zustand schwarzbraune Exemplare von *Astacus angulosus* nov. spec. waren nach einem halben Jahr in Alkohol ockergelb geworden; *Astacus leptodactylus* Escholtz. welcher graubraun und gelb gefärbt ist, wird in Alkohol zinnoberrot, ferner zeigen dunkelolivgrün und braun gefärbte Exemplare von *Astacus pachypus* nov. spec. in Alkohol eine Umwandlung ihrer Körperfarbe in Violett, an den Scheren in Rotbraun. Außerdem hat der gleiche Autor in seinen Beiträgen zur Fauna Norwegens (81) die verschiedenen Farbenvarietäten von *Hippolyte varians*

Leach, *Mysis flexuosa* Lam., verschiedene *Idothea-* und *Janira-*Arten sehr ausführlich beschrieben und abgebildet. Aehnliche Angaben enthält P. Rouxs Crustaceenfauna des Mittelmeeres (84). Besondere Aufmerksamkeit wurde den roten und blauen Farbenvarietäten von *Astacus fluviatilis* zuteil, wie die Publikationen von M. Focillon (15, 16), M. Lereboullet (49) sowie Valenciennes (93) zeigen. Speziell Lereboullet hat sich mit der mikroskopischen Struktur der verschieden gefärbten Pigmente befaßt und gibt an, daß die roten, blauen und grünen Pigmente keine gekörnten Pigmente, sondern gefärbte Oele seien, die in den feinen Kanälen der Kalkschale eingeschlossen sind. Die blaue Farbe ist aber in besonderen runden Zellen vorhanden, auch das rote Pigment kommt manchmal in durchscheinenden Zellen vor. Ferner hat Lereboullet bereits eine Reihe mikrochemischer Reaktionen angestellt, indem er nachweist, daß der rote Farbstoff in Chloroform leicht, der blaue nur bei längerer Einwirkung gelöst wird; auch die Umwandlung der blauen Farbe in Rot nach Säureeinwirkung und Hitze ist ihm bekannt. Aehnliche Angaben über chemische Veränderung des blauen Pigmentes hatte bereits 1 Jahr früher Ad. Focillon (15) gemacht. Die Farbenveränderung (Rotwerden der Kiefergegend) während der Copula wurde zuerst von Valenciennes (93) beschrieben, der auch den Einfluß der Hitze, sowie von Alkohol und verdünnten Säuren, insbesondere des Magensaftes von Fischen an vielen Brachyuren, *Astacus*, *Palaemon squilla* und *Cancer crangon* studierte; sämtliche Agentien bringen eine mehr oder weniger lebhafte Rotfärbung hervor.

Die erste Angabe über einen Farbenwechsel bei Crustaceen dürfte die Beobachtung von H. Kröyer (46) sein, daß die gewöhnlich smaragdgrüne Färbung von *Hippolyte smaragdina* (*varians*) rasch einem Grünlichblau Platz machte, als sie in ein gläsernes Gefäß gesetzt wurde.

Eine genaue Darstellung der mikroskopischen Anatomie der Chromatophoren bei den Crustaceen, sowie eine Beschreibung der Chromatophorenbewegung hat zum erstenmal der norwegische Forscher G. O. Sars in seiner mir leider im Original nicht zugänglichen „Histoire naturelle des Crustacées d'eau douce de Norvège" (15) gegeben. Sars beobachtete, daß lebende Exemplare von *Mysis flexuosa*, welche frisch gefischt braun sind, in der Gefangenschaft blaß und durchscheinend wurden. Unter dem Mikroskop sah er von den „Pigmentkernen" aus strahlenförmige Verästelungen hervortreten, wodurch das Tier innerhalb einer Viertelstunde so braun wurde, wie zur Zeit, als es gefischt wurde. Diese Farbenveränderung deutet Sars dahin, daß die Pigmentflecke in irgendeiner Weise dem Willen unterliegen müssen. Eine wesentliche Vertiefung erfuhr die Lehre vom Farbenwechsel der Crustaceen erst durch die Arbeiten Pouchets (74—76). Der berühmte französische Forscher behandelt in seinen Arbeiten, auf die im speziellen Teil ausführlich eingegangen werden muß, die mikroskopische Anatomie der Pigmentzellen, welche er, wie schon früher erwähnt, Chromoblasten nennt und studiert ihre Formveränderungen bei den verschiedenen Färbungszuständen des Tieres. Die den Farbstoff enthaltenden Zellen sind kontraktile Gebilde (sarcode), welche zwei aktive Phasen aufweisen, nämlich den Zustand der Expansion, in dem verzweigte Ausläufer ausgesendet werden, und den Zustand maximaler Retraktion, in dem

die Zellen sphärische Gestalt haben. Offenbar ist POUCHET, wenn er auch nicht ausdrücklich darauf hinweist, von den Anschauungen P. BERTS über die Chromatophoren der Cephalopoden (s. Cephalopoden) beeinflußt worden. POUCHET beschreibt ferner die verschiedenen Arten verschieden gefärbter Chromatophoren. Außer der Anatomie findet zum ersten Male die Entwicklung der Chromatophoren bei *Homarus*, *Crangon vulgaris* und *Palinurus* eine eingehende Darstellung. Aber die in den Pigmentzellen im engeren Sinne vorhandenen Pigmente sind nicht allein das Untersuchungsobjekt, vielmehr richtet POUCHET sein Augenmerk auch auf die übrigen in den verschiedenen Zellen vorhandenen Farbstoffe und entdeckt eigentlich von neuem den diffus verteilten blauen Farbstoff der Crustaceen, welcher durch die ausführlichen Untersuchungen von KEEBLE und GAMBLE (23, 39, 41) über die periodische Tag- und Nachtfärbung zu großer biologischer Bedeutung gelangt ist. Auch eine große Menge mikroskopischer Reaktionen über das Verhalten der Farbstoffe wurden angestellt, insbesondere wurden die Beziehungen zwischen rotem Pigment und seiner blauen Modifikation untersucht, welch letztere POUCHET als ein Oxydationsprodukt oder wenigstens eine einfacher zusammengesetzte Stufe des roten Pigmentes ansieht.

Nicht geringer sind die Ergebnisse der Arbeiten, in welchen POUCHET die Physiologie der Crustaceenpigmentzellen behandelt. Vor allem wird der Einfluß des Lichtes, hell und dunkel, insbesondere des Untergrundes, auf das Verhalten der Versuchstiere studiert mit dem Ergebnis, daß Garneelen, *Palaemon*, auf dunklem Grund ihre Chromatophoren expandieren, auf hellem retrahieren. Diese Farbenveränderungen faßt POUCHET als einen durch die Augen vermittelten Reflex auf und stützt seine Anschauung dadurch, daß er an *Palaemon* und *Crangon* die Augen abträgt und an diesen geblendeten Tieren eine Expansionsstellung der roten Chromoblasten erhält, die nunmehr durch keinen Wechsel in der Helligkeit des Untergrundes beeinflußt wird. Diese Beziehung zwischen Augen und Körperpigment sucht POUCHET auch noch durch eine Reihe von Beobachtungen aus der vergleichenden Anatomie zu stützen, welche ihn dahin führen, die Ausbildung von Pigmenten in direkte Beziehung zur Entwicklung sehender Augen zu bringen. Da die Versuche über die Wirkung des Untergrundes die Beeinflussung der Pigmentzellen durch das Nervensystem dartun, so versucht POUCHET durch verschiedene Verletzungen des zentralen und peripheren Nervensystems auch die koloratorischen Nervenbahnen sowie Zentren zu erforschen und kommt zu dem Ergebnis, daß der Farbenwechsel durch Verletzungen der genannten zentralen Teile nicht beeinträchtigt wird, dagegen führt eine Verletzung der das Rückengefäß begleitenden Nerven bei *Palaemon* zu einer dauernden Expansion (Lähmung) der unterhalb der Durchschneidungsstelle gelegenen Nerven. Endlich hat POUCHET auch noch die Wirkung chemischer Einflüsse (Sauerstoffmangel bewirkt Expansion der roten Chromatophoren) an *Palaemon* und *Homarus*, sowie die Wirkung von Alkaloiden studiert, von denen nur das Santonin einen sicheren Erfolg — Expansion der Chromatophoren — hat. Diese letztere Tatsache sieht POUCHET wiederum als neuen Beweis für die Beziehung zwischen Körperpigment und Augen an. Wenn auch POUCHETS Beobachtungen

und Schlüsse durch die späteren Beobachter in vielen Punkten abgeändert werden mußten, so wird Pouchets Verdienst dadurch nicht gemindert, denn seine experimentellen Arbeiten sind die Grundlagen gewesen, auf der die späteren Forscher fußten. Pouchet ist der Begründer der Physiologie des Farbenwechsels bei den Crustaceen. Einzelne Beobachtungen über den Farbenwechsel waren auch schon vor Pouchet gemacht worden. So teilt Darwin in seiner „Abstammung des Menschen" folgende Angabe von Fritz Müller (66) mit, der Beobachtungen über den Farbenwechsel einer brasilianischen Species von *Gelasimus* angestellt hat. Während das Weibchen gleichmäßig gräulichbraun ist, ist beim Männchen der hintere Teil des Cephalothorax rein weiß, der vordere Teil dagegen saftgrün und zu dunkelbraun abgetönt. Diese Farben können sich leicht im Laufe weniger Minuten ändern, das Weiß wird schmutziggrau oder selbst schwarz, das Grün verliert viel von seinem hellen Glanze. Besonders hervorgehoben wird noch im Hinblick auf die Sexualselektion, daß die Männchen ihre glänzende Farbe nicht eher erhalten, als bis sie geschlechtsreif werden. 10 Jahre später hat Fritz Müller (67) seine Beobachtungen über den Farbenwechsel bei Krabben und Garneelen veröffentlicht, wonach die untersuchten südamerikanischen Arten *Atyoidea potimirum, Palaemon potiporanga* in gläsernen Gefäßen ihre dunkle Färbung verlieren und durchsichtig werden, wobei *Palaemon* ein blaues Uebergangsstadium aufweist.

Seit dem Siegeszug der Darwinschen Theorie ist bei allen Tieren, die einen ausgesprochenen Farbenwechsel zeigen, die Frage der Anpassung an ihre Umgebung, die Schutzfärbung, immer wieder von neuem untersucht worden, zumal ältere faunistische Beschreibungen schon auf die Uebereinstimmung der Tierfärbung mit der Umgebung hinweisen. So kann es uns nicht wundernehmen, wenn eine Reihe von Autoren diese Frage auch bei Crustaceen einer experimentellen Bearbeitung unterzogen haben. Die nachfolgend erwähnten Arbeiten von Malard (54, 55), Herdmann (30—32) und Howell (36) sind mir leider nicht zugänglich gewesen, so daß ich hier van Rynberks Bericht (85) zitiere. Malard fand, daß *Hippolyte* auf grünem Seegras grün, auf *Fucus* braun, auf rotem Seegras rot und auf *Antennularia* und *Sertularia* durchsichtig sei. Ferner nimmt *Hippolyte* im Dunkeln rote Farbe an, im hellen Lichte wird sie smaragdgrün. Aus seinen Versuchen schließt Malard, daß für den Farbenwechsel die Färbung der Umgebung wesentlicher ist als die Intensität des Lichtes. Herdmann schränkt diese Angaben insofern ein, als er darauf hinweist, daß *Hippolyte* keinen raschen Farbenwechsel besitzt, und daß die angepaßte Farbe der Tiere niemals genau jener der Umgebung entspricht, und Howell gibt an, daß der sympathische Farbenwechsel von *Hippolyte* sowohl im Dunkeln, wie im Hellen stattfindet. Gerade diese Angabe Howells scheint uns geeignet zu sein, gegen einen Anpassungsfarbenwechsel im Sinne von Schutzfärbung zu sprechen, denn welche Vorteile soll dieser Farbenwechsel im Dunkeln haben? Offenbar handelt es sich um reflektorische Beeinflussungen der Chromatophoren, vielleicht durch taktile Reize, vielleicht auch durch chemische Reize, die auf verschiedenen Pflanzen verschieden sein können. Experimentelle Untersuchungen über diese Fragen liegen leider nicht vor, obgleich der Einfluß der Ernährung auf die Körperfärbung

bei einigen Isopoden von MATZDORFF (56), MÖBIUS (64) u. a. diskutiert worden ist, worauf später eingegangen werden wird.

Während über das Verhalten der Nervenendigungen an den Chromatophoren der Cephalopoden sehr zahlreiche und umfangreiche Arbeiten vorliegen, sind die diesbezüglichen Angaben für Crustaceen außerordentlich spärlich und erfordern unbedingt neue genaue histologische Untersuchungen. Das Herantreten von Nerven an die Chromatophoren ist von RETZIUS (82) bei *Palaemon squilla*, von WEBER (95) für *Philoscia*, sowie von HOLMGREN (35) beobachtet worden.

Die Anatomie, Embryologie und Physiologie der Chromatophoren der Schizo- und Decapoden hat durch die umfassenden Arbeiten der englischen Forscher KEEBLE und GAMBLE (23, 39—43) eine wesentliche Umgestaltung erfahren. Nicht nur, daß die Autoren eine Menge neuer bemerkenswerter Einzeltatsachen aus der Anatomie der Chromatophoren beschrieben haben, sondern sie haben eine prinzipielle Aenderung in der Auffassung von der Bedeutung der Chromatophoren dadurch herbeigeführt, daß sie die einzelne Zelle ihrer Bedeutung als selbständige Zelle entkleiden und nur als untergeordnete Zentren eines zusammenhängenden Chromatophorensystems (-organes) ansehen. Dieses System ist in einzelne Gruppen gegliedert, die neurale, viscerale, kaudale und endlich die akzessorische. Der prinzipielle Unterschied dieser Auffassung gegenüber der bis dahin herrschenden läßt sich am besten durch einen Vergleich veranschaulichen. Der Standpunkt KEEBLES und GAMBLES ist in diesen Fragen etwa ein ähnlicher wie jener der Gegner der Neuronentheorie, die die anatomische und funktionelle Selbständigkeit der einzelnen Ganglienzelle entschieden in Abrede stellen. Die beiden englischen Forscher haben ferner die Entwicklung der einzelnen Chromatophorengruppen untersucht und die verschiedenen Zeichnungs- und Farbenvarietäten, besonders bei *Hippolyte varians*, in Beziehung zu der Entwicklung der verschiedenen Chromatophorengruppen gebracht. Endlich haben sie versucht, die Anordnung der Chromatophoren phylogenetisch zu erklären und haben damit den Vererbungsfaktor in den Kreis ihrer Betrachtungen gezogen und so wertvolle Beiträge zur Phylogenese der Farbenanpassung geliefert.

Von nicht geringerer Bedeutung sind KEEBLE und GAMBLES Untersuchungen für die Physiologie des Farbenwechsels der Crustaceen. Vor allem entdeckten sie den periodischen Tag- und Nachtfarbenwechsel der Schizo- und Decapoden, der bei allen früheren Untersuchungen eine den früheren Autoren allerdings unbekannte Fehlerquelle darstellt. Ferner entdeckten sie das Auftreten einer diffusen Blaufärbung während der Nachtfärbung und bringen die Bildung dieses blauen Farbstoffes mit dem geänderten Chemismus des Stoffwechsels der Tiere zur Nachtzeit in Beziehung. Daß nach diesen wichtigen Entdeckungen die Versuche über den Einfluß des Lichtes auf den Farbenwechsel unter Beobachtungen aller möglichen Fehlerquellen von neuem aufgenommen werden mußten, lag auf der Hand. KEEBLE und GAMBLE studieren daher sehr eingehend die Wirkung des hellen und dunklen Grundes auf die Körperfärbung, sowie die koloratorische Bedeutung des Wechsels der Lichtintensitäten. Bei Dunkelheit sind die Pigmente in den Zentren retrahiert, die Tiere werden durchsichtig

bei gleichzeitigem Auftreten der diffusen Blaufärbung, dagegen sind die Tiere im diffusen Tageslicht oder bei künstlichem Licht deutlich gefärbt infolge der Expansion der Pigmente. Die Versuche über den Einfluß des Untergrundes zeigen aber, daß dieser Faktor die Wirkung der Lichtintensität bei weitem übertrifft, da die Färbung der Tiere in erster Linie von der Helligkeit des Grundes beherrscht wird. Auf weißem Untergrund tritt Durchsichtigwerden und Blaufärbung der Tiere auf, auf dunklem Grunde Expansion der Pigmente und dementsprechende Färbung ein. Diese Wirkung des Untergrundes erklären die englischen Autoren durch eine gewisse Dorsiventralität in den nervösen Verknüpfungen der Retinaelemente mit den Chromatophoren, ohne daß sie für diese Hypothese strengere Beweise beizubringen suchen. Endlich haben Keeble und Gamble in ihren Versuchen auch den Färbungseinfluß verschiedener monochromatischer Lichter geprüft, wobei ein wesentlicher Einfluß der verschiedenen Wellenlängen nicht zu konstatieren war. Wohl aber bestätigen die Autoren die Angaben früherer Forscher, daß *Hippolyte varians* auf verschieden gefärbten Pflanzen eine verschiedene Färbung zeigt, welche eine Anpassungserscheinung, Schutzfärbung, darstellt.

Hier sei auch einer Mitteilung Schmidtleins (88) gedacht, nach der Eisig bei *Squilla mantis*, einem Stomatopoden, ein lebhaftes Erröten des ganzen Körpers sah, als das Tier von einem Octopoden angegriffen wurde. Ueber die Färbung und den Farbenwechsel von Amphipoden berichten die Arbeiten von G. Haller (28) und P. Mayer (58), welche verschiedene Caprelliden untersuchten.

Umfangreicher und zahlreicher sind die Arbeiten über den Farbenwechsel der Isopoden, von denen besonders *Idotea tricuspidata* Desm. vielfach studiert worden ist. Die vielen Farben- und Zeichnungsvarietäten sind vielfach beschrieben worden, so von Pallas (71), Roux (84) u. a., aber den Farbenwechsel dieser Tiere hat zuerst P. Mayer (57) beobachtet, indem er die Tiere auf hellen oder dunklen Grund brachte. Auch gelang es Mayer, zu zeigen, daß infolge Abtragung der Augen geblendete Tiere diesen Farbenwechsel nicht mehr zeigen. Kurz nach diesen Beobachtungen Mayers hat Matzdorff (56) die Färbungs- und Zeichnungsvarietäten der *Idotea* beschrieben, sowie den Einfluß der Nahrung, der Temperatur und des Lichtes auf die Färbung untersucht; er kommt zu dem Resultat, daß keinem dieser Faktoren, selbst nicht dem Licht, ein direkter Einfluß auf die Körperfärbung zukomme. Die verschiedene Färbung sei als Schutzfärbung in dem Sinne aufzufassen, daß die Tiere mit der Farbe der Umgebung, verschiedenen Pflanzenarten, übereinstimmen. Phylogenetisch sei die einfarbige Art die älteste und die anderen Färbungs- und Zeichnungsvarietäten seien als Anpassungserscheinungen dadurch allmählich entstanden, daß *Idotea* ein ziemlich wohnfestes Tier sei und immer wieder bestimmte Pflanzen als Wohnsitz aufgesucht habe. Ferner hat Matzdorff die Versuche von Mayer über den Farbenwechsel sowohl an sehenden als geblendeten Tieren wiederholt und ist zu übereinstimmenden Resultaten mit seinem Vorgänger gekommen. Endlich hat in neuester Zeit V. Bauer (1) das Problem von der Einwirkung des Untergrundes auf die Färbung von *Idotea* einer sehr sorgfältigen Untersuchung unterzogen

und bis zu einem gewissen Abschluß gebracht. BAUER konnte zeigen, daß für die zu beobachtenden Farbenveränderungen weder die Lichtintensität, noch die Richtung der Lichtstrahlen eine entscheidende Rolle spielen. Auf Grund von Lackierungsversuchen, in denen entweder die ganzen Augen oder größere und kleinere Teile derselben vom Sehakt ausgeschaltet wurden, kommt BAUER zu dem Ergebnis, daß in den vom Licht nicht getroffenen Teilen des Auges ein Vorgang stattfindet, der der Wirkung des gereizten Teiles entgegenwirkt und dieselbe gegebenen Falles überwiegt. Die ungereizten Teile der Netzhaut rufen eine Expansion der Chromatophoren hervor, die für den ganzen Körper dauernd eintritt, sobald die eine Hälfte der Netzhaut lackiert wird.

Damit können wir den historischen Ueberblick über die Entwicklung unserer Kenntnisse vom Farbenwechsel abschließen unter Nennung einiger neuester Arbeiten, so von DOFLEIN (14), MINKIEWICZ (62, 63), und FRÖHLICH (19), FRANZ (18) und DEGNER (11), welche an verschiedenen Crustaceen wertvolle Beobachtungen zur Lehre des Farbenwechsels, sowie zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Pigmentzellen geliefert haben. Diese Arbeiten werden in den einzelnen Abschnitten des speziellen Teiles ausführlich behandelt werden.

B. Morphologie der Chromatophoren.

1. Anordnung der Chromatophoren.

Bei den Crustaceen enthält die Hypodermis, welche unterhalb der chitinösen, bzw. verkalkten Schale gelegen ist, die Chromatophoren, wenngleich auch andere Gebilde, wie z. B. der Verdauungstraktus, das zentrale Nervensystem sowie die Muskulatur erhebliche Mengen von Pigmentzellen aufweisen, welche sogar bei den mehr oder weniger durchsichtigen Crustaceen an der allgemeinen Körperfärbung, insbesondere aber an der Zeichnung dann beteiligt sein können, wenn sie gruppenweise angeordnet sind und geschlossene Flecken von verschiedener Form und Farbe oder Linien bilden. Schon HAECKEL (27) unterscheidet an der der Schale anliegenden Haut der Decapoden zwei Schichten, eine äußere Epithelzellenschicht und eine innere Lage, welche aus mehr oder weniger festen Bindegewebsschichten besteht, welche nach außen zum stützenden Träger (Membrana propria) der Zellage sich verdichtet, während sie nach innen in das Bindegewebe der an der Haut angehefteten oder unter ihr liegenden Organe übergeht. „Diese meist sehr dünne Bindegewebsschichte, welche auch die Pigmentzellen und Farbkörnerhaufen, die Nerven und ernährenden Gefäße der Haut trägt, läßt sich allein mit der Cutis der Wirbeltiere vergleichen, während die gewöhnlich auch dazu gerechnete Zellenlage über ihr höchstens mit der Epidermis in Parallele gesetzt werden kann." Auch die Pigmentzellen der Daphnien sind nach WEISMANN (96) in der Hypodermis gelegen, während sie bei *Latona* nicht in der Hypodermis selbst, sondern zwischen den beiden Blättern derselben gelegen sind, und wo jeder der großen braunen Flecke nur aus einer einzigen großen Chromatophore besteht. Die Caprelliden zeigen nach den Untersuchungen von PAUL MAYER (57) Pigmentzellen in allen Teilen des Körpers. Sie liegen stets im Bindegewebe und den von ihm ausgehenden Umhüllungen des Darmes (Fig. 26), des Nervensystems, insbesondere der Ganglien der Genitalien und des Herzens. Ferner erwähnt HALLER (28) ausdrücklich, daß bei *Laemodipodes filiformis* die Zentren des Nervensystems sehr stark pigmentiert sind.

Bei den Trichonisciden wurde insbesondere an *Trichoniscus batavus* die Lagerung der Pigmentzellen von Weber (95) untersucht. Hier liegen die Chromatophoren in der Matrix der Cuticula, welche durch die zahlreichen Ausläufer der häufig miteinander kommunizierenden Pigmentzellen eine zellige Abgrenzung erhält, während sonst diese Matrix eine kernhaltige, aber nicht zellig abgegrenzte „molekulare Masse" darstellt und nur an einzelnen Stellen ein epithelartiges Verhalten zeigt. Gleiche Verhältnisse zeigt auch *Philoscia*, bei der ebenso wie bei *Trichoniscus* die Zellkörper der verzweigten Pigmentzellen teils unter, teils zwischen den Kernen der Matrixzellen gelegen sind. Die Verschiedenartigkeit dieser Lagerung läßt es auch zweifelhaft erscheinen, ob ein Unterschied besteht zwischen diesen Pigmentzellen und den auch bei diesen Tieren vorhandenen, tiefer in der Körperhöhle gelegenen, welche dem Bindegewebe angehören. Bei der gleichfalls zu den Isopoden gehörigen Familie der Idoteiden hat Matzdorff (56) ähnliche Beobachtungen veröffentlicht wie Weber an Trichonisciden. Auch bei *Idotea* besteht die Hypodermis aus einer oberen Schicht von Chitinzellen und einer tieferen Lage, welche eine körnige Protoplasmamasse mit regelmäßig eingestreuten Kernen enthält und keine Zellgrenzen erkennen läßt. In diese Schicht sind die Chromatophoren in regelmäßigen Abständen eingelagert und nehmen die ganze Dicke dieser Schicht ein, ja sie reichen sogar in die obere Hypodermisschicht hinein, was schon früher von Leydig (50) und Weber beobachtet worden war. Ebenso reichen die Chromatophoren auch in das unter der Matrix der Hypodermis gelegene Bindegewebe.

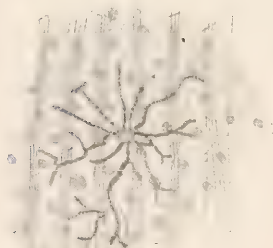


Fig. 26. *Caprella aequilibra.* Teil eines Mitteldarmes mit dem Epithel, der Muskulatur und einer großen expandierten Pigmentzelle, deren Kern in der Mitte sichtbar ist. (Nach P. Mayer.)

Trotzdem die verschiedenen genannten Autoren stets die verschiedene Verteilung der Chromatophoren in den verschiedenen Körperbezirken und Organen hervorgehoben haben, so ist es doch das unzweifelhafte Verdienst von Keeble und Gamble (23, 39—43), durch ihre umfassenden Studien an Schizopoden und Decapoden uns ein klares Bild von der äußerst komplizierten Anordnung der Chromatophoren gegeben zu haben, welche zu besonderen Organen (Systemen oder Gruppen) vereinigt sind, welche nicht nur in ihrem anatomischen Bau und ihrer charakteristischen Verteilung, sondern auch in ihrer Entwicklung typische Verschiedenheiten anfweisen.

Von den Schizopoden wurden besonders die Mysiden untersucht, *Macromysis, Schistomysis, Neomysis, Mysidopsis, Leptomysis, Macropsis, Gastrosaccus* und *Siriella.* Das Chromatophorensystem der Schizopoden, wie der Decapoden ist sowohl oberflächlich als auch in tieferen Lagen des Körpers zu finden und stellt ein kompliziertes System von Organen dar, die einerseits miteinander in funktioneller Beziehung stehen, andererseits durch das Nervensystem mit den Augen verbunden sind. Die einzelnen Teile dieses Systems sind die pigmenthaltigen Chromatophoren, welche wiederum zu bestimmt gelagerten Zentren oder Gruppen zusammengesetzt sind. Obwohl die einzelnen Mysidenarten untereinander charakteristische Unterschiede im Bau, sowie in dem Vorhandensein der einzelnen Gruppen aufweisen, so liegt doch bei allen Mysiden ein gemeinsamer Bauplan zugrunde, und wir wollen als ein typisches Chromatophorensystem der Mysiden das von *Macromysis flexuosa* analysieren. Das Chromatophorensystem ist in folgende Gruppen gegliedert:

1) Die neurale Gruppe, welche die konstanteste, sowie die am besten entwickelte und zuerst gebildete ist, ist die wichtigste Gruppe des ganzen Chromatophorensystems. Wie schon der Name andeutet, ist sie durch ihre besonderen Beziehungen zum Nervensystem ausgezeichnet. Im allgemeinen kann man sagen, daß sich die Teile der neuralen Gruppe auf die Hauptmasse der oberflächlich und tief gelegenen Organe erstrecken, mit Ausnahme des Verdauungstraktus und eines Teiles der Schwanzoberfläche. Im besonderen hat diese Gruppe Beziehungen zum Gehirn, zum Bauchstrang, den basalen Teilen der Anhänge und der Haut an der ventralen Seite. Sie zerfällt in eine Reihe von Einzelzentren, von denen ein Paar über dem Gehirn sich findet, ein anderes an der Basis jeder Antenne, sowie im Konnektiv zwischen Gehirn und Bauchstrang, sowie Zentren zwischen den 1. als auch zwischen den 2. Maxillen. Die Zentren selbst sind über den Ganglien der betreffenden Abschnitte gelagert. Ein Paar von solchen Zentren liegt im Bauchstrang an der vorderen Thoraxgrenze. Die Abdominalsegmente besitzen je ein vorderes und ein hinteres Zentrum, von denen jedes wieder in zwei Unterzentren geteilt ist, von denen eines im Ganglion gelegen ist, das andere in den Flexoren. Im letzten Segment steht das Chromatophorenzentrum in besonderer Beziehung zur Analmuskulatur. Die neuralen Zentren bilden sich in naher Beziehung zu den Ganglien. Ihre Zweige bilden besonders bei *Macromysis inermis* eine vollkommene Scheide um das zentrale und periphere Nervensystem.

2) Die viscerale Gruppe, welche eine Reihe von Zentren im Bereiche des Verdauungstraktes und der Keimdrüsen umfaßt. Die Zentren dieser Gruppe sind teils median, teils paarig angeordnet und zeigen einen deutlich segmentalen Charakter. Es liegen an der Oberfläche des Magens zwei mediane Zentren, ferner eines in der Nähe der Keimdrüsen und Leber, ein anderes am hinteren Rande des Carpax. Diese Zentren sind in den Visceralscheiden gelegen; die übrigen Zentren dieser Gruppe liegen in den übrigen Eingeweiden. Ferner erstrecken sich Teile dieser Gruppe auf die Haut und die Extensoren des Schwanzes. Die viscerale Gruppe hat aber auch Beziehungen zum Nervensystem des Magens und Schlundes, ferner zu den großen Gefäßen und zum Herzen.

3) Die kaudale Gruppe auf der Oberfläche des Schwanzes ist gleichfalls median, als auch segmental angeordnet. Sie umfaßt ein median gelegenes Zentrum in der Haut eines jeden Abdominal- sowie des letzten Thorakalsegments.

Diesen drei streng zentralisierten Gruppen, welche entwicklungsgeschichtlich eine Einheit darstellen und als das primäre Chromatophorensystem bezeichnet werden, steht eine akzessorische Gruppe gegenüber, die als ein beginnendes sekundäres System aufgefaßt werden kann. Die Teile der akzessorischen Gruppe erfüllen die Gewebe in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft und sind besonders durch ihre Beziehungen zu den eigentlichen Sinnesorganen, wie Augen, Antennen, Schwanzlappen und Otocysten ausgezeichnet. So liegt ein optisches Zentrum an Augenstielen hinter der Cornea, an den Antennen finden sich 5 Zentren, eines am Pedunculus der kleinen Antennen, eines an der Basis des Exopodiums, ferner ist eine Reihe von Zentren an den Brutlamellen, am Uropodium und am Telson sogar eine doppelte Reihe von Zentren vorhanden.

Wenn ich noch hinzufüge, daß sowohl die viscerale als auch die kaudale Gruppe außer zu den Nerven auch noch zu anderen Geweben Beziehungen haben, besonders zu den Drüsen und Muskeln, dann erkennen wir, daß von dem äußerst kompliziert angeordneten Chromatophorensystem alle Gebilde des Körpers umsponnen werden.

Obwohl, wie bereits erwähnt, allen Mysiden ein nach einem gemeinsamen Plane gebautes Chromatophorensystem zukommt, so unterscheiden sich die einzelnen Mysidenarten doch durch konstante Modifikationen des gemeinsamen Bauplanes des Chromatophorensystems. Diese Abweichungen bestehen in der Gegen-

wart von paarigen oder unpaarigen Zentren an besonderen Segmenten, in der Form und Anordnung der Endverzweigungen der einzelnen Chromatophorenäste, sowie in der Verteilung gewisser Pigmente in den Zentren und deren Zweigen. Auf diese Einzelheiten, denen Keeble und Gamble direkt taxinomischen Wert zuerkennen, soll hier nicht eingegangen werden.

Bevor wir auf den feineren mikroskopischen Bau der Chromatophoren eingehen, sollen die besonderen Eigenschaften, welche das primäre und sekundäre Chromatophorensystem charakterisieren, hervorgehoben werden. Das primäre System ist ausgezeichnet durch die geringe Anzahl der die einzelnen Zentren zusammensetzenden stark verzweigten Chromatophoren und die streng segmentale Anordnung des ganzen Systems. Die einzelnen weit ausgebreiteten Zentren bestehen aus zahlreichen Teilen, deren Endigungen Scheiden um die betreffenden Organe bilden. Innerhalb der Zentren sind zentral gelegene Mittelpunkte charakteristisch, außerdem sind die primären Zentren durch das Bestehenbleiben der embryonal angelegten Chromatophoren beim erwachsenen Tier ausgezeichnet. Das sekundäre Chromatophorensystem ist vor allem durch seine vollständige Dezentralisation charakterisiert. Die einzelnen Chromatophoren sind zahlreich, wenig verzweigt und unregelmäßig angeordnet.

Von den Decapoden wurden *Crangon*, *Palaemon*, *Hippolyte*, *Galathea*, *Carcinus* und *Portunus* untersucht. Als allgemeine Eigenschaften des Chromatophorensystems der Decapoden sind zu nennen die große Zahl von Chromatophoren, deren zerstreute unregelmäßige Anordnung, geringe Ausdehnung der einzelnen Zentren, ferner geringe Anzahl ihrer Zweige sowie Dezentralisation des Systems im ganzen. Es besitzt die gleichen Beziehungen zu den Organen wie bei den Mysiden. Auch hier unterscheiden wir ein primäres und ein sekundäres System, aber das zentralisierte primäre System tritt gegenüber dem mächtig entwickelten sekundären System in den Hintergrund. Die sekundären Chromatophoren erscheinen n Gruppen angeordnet, von denen einige Beziehungen zum primären System und zu dem gleichen Organe wie dieses haben, während andere Gruppen ganz unabhängig sind, wie z. B. an den Basen der Kiemen, am Carpax und an den Gliedern, wo das primäre System vollständig fehlt. Ohne auf die Unterschiede in der Verteilung und Ausbildung der beiden Systeme bei den verschiedenen Decapodenarten eingehen zu wollen, möchte ich nur erwähnen, daß auch hier diese Unterschiede wiederum charakteristisch für die einzelnen Arten sind. Bezüglich der Details muß ich auf die Originalarbeiten verweisen.

Eine besondere Aufmerksamkeit erfordert die von Keeble und Gamble (23) an *Hippolyte* genauer studierte Beziehung der Chromatophorenanordnung zu den Blutgefäßen und den Muskeln. Die Chromatophorenkörper liegen im Bindegewebe und sind eng verbunden mit dem Verdauungstrakt, der Leber, dem Gefäß- und Muskelsystem. Eine besonders innige Beziehung haben die Chromatophoren zur Wand des ventralen und dorsalen Blutsinus; auch in den Wänden der intermuskulären Arterien liegen sehr zahlreiche Chromatophoren. Auch an den Augenstielen lassen sich diese nahen Beziehungen zwischen Chromatophoren und Blutgefäßen leicht nachweisen. Sehr reichliche Chromatophorenanhäufungen finden sich in den Extensoren und Flexoren des Schwanzes, so daß die Muskeln vollkommen gefärbt erscheinen. Bei jungen durchsichtigen Tieren wird die Farbe des Tieres hauptsächlich durch die Muskelchromatophoren bestimmt, während später die Hautchromatophoren für die Färbung ausschlaggebend sind.

2. Bau der Chromatophoren.

Der mikroskopische Bau der Chromatophoren bietet eine große Mannigfaltigkeit nicht nur bei den verschiedenen Crustaceen-Ordnungen und -Arten dar, sondern auch in den verschiedenen Regionen eines und desselben Indi-

viduums zeigen sich bemerkenswerte Unterschiede, so daß man von einem einheitlichen Bau der Crustaceenchromatophoren im strengsten Sinne des Wortes eigentlich nicht gut reden kann. Gerade die Außerachtlassung dieser Tatsache hat manche unbegründete Verallgemeinerung gezeitigt, die zu Kontroversen Anlaß gab, wobei vielfach vergessen wurde, daß von den betreffenden Autoren nur eine oder wenige Arten untersucht worden sind. Einen Wandel in diesen Dingen herbeigeführt zu haben, ist gleichfalls ein Verdienst der umfangreichen vergleichenden Untersuchungen von KEEBLE und GAMBLE, die allerdings in neuester Zeit durch DEGNER (11) stark erschüttert worden sind, welcher Autor einen gleichen Bau der Chromatophoren an verschiedenen Körperstellen von *Praunus* beschreibt.

Die Pigmentzellen der Daphnien hat WEISMANN (96) untersucht. Es handelt sich um Hypodermiszellen, die Pigmentablagerungen enthalten, z. B. an den blauen und roten Partien der Ruderarme und den roten Flecken auf den Vorderlappen der Schale. Die Zellen, welche mit einem hellen Kern versehen sind, stoßen unmittelbar aneinander. Jede Pigmentzelle besteht aus einem dicken Stiel, der das Lumen der Schale durchsetzt und zwei Platten, welche der Innenfläche der Hypodermis aufliegen. Im Stiel erkennt man den hellen Kern (Fig. 27). Die beim jungen Tier noch kleine Zelle wächst, indem sie dendritische Ausläufer um die Stützfaseransätze der Schale herumschiebt, die dann jenseits wieder miteinander verschmelzen. Es liegen zwei Maschennetze übereinander, eines auf dem äußeren, eines auf dem inneren Blatt der Schale, und dadurch tritt hier die netzförmige Zeichnung weniger deutlich hervor. Aehnlich dürften auch die braunen Farbzellen des Fettkörpers gebaut sein. WEISMANN erwähnt die Angabe von P. E. MÜLLER (68), daß die Maschen der zierlichen Farbnetze, welche die Daphnien, besonders *Latona setifera* O. F. MÜLLER, darbieten, nicht einzelnen Hypodermiszellen entsprechen, sondern daß die das Pigment enthaltenden Hypodermiszellen viel größer sind, so daß auf jede von ihnen etwa 10—16 Farbmaschen kommen. Die hellen Flecke in den Maschen sind die verbreiterten Ansatzstellen der Stützfasern der Haut, welche von den Fortsätzen der Pigmentzellen umsponnen sind. In jeder Zelle ist nur immer eine Farbe, Rot oder Blau vorhanden. Die Chromatophoren der Caprelliden werden von POUCHET (76), HALLER (28) und PAUL MAYER (58) als stark verzweigte Zellen beschrieben, in denen die beiden letzteren Autoren einen Kern beobachtet haben.

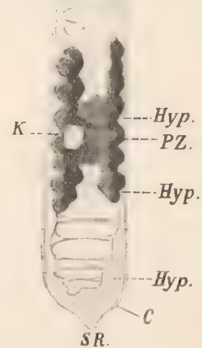


Fig. 27. *Latona setifera*. Hinterrand der Schalenklappe im optischen Querschnitt. Zwischen den Hypodermisschichten der beiden Schalenlamellen liegt eine amphidiscusförmige Pigmentzelle (*PZ*) mit zwei scheibenförmigen Endplatten und einem dicken Stiel zwischen ihnen, *K* Kern der Zelle, *C* Cuticula, *SR* Schalenrand. (Nach WEISMANN.)

Bei *Phronima sedentaria* finden sich nach MINKIEWICZ (63) die Chromatophoren über den ganzen Körper unter der Hautdecke zerstreut, wenn sie zahlreich sind. Sind sie aber in geringer Zahl vorhanden, dann erscheinen nur bestimmte Körperstellen gefärbt. Die einzelnen Chromatophoren sind einfache Zellen von beträchtlicher Größe, im ausgebreiteten Zustand amöbenförmig, erfüllt von außerordentlich feinen Pigmentkörnchen. Gewöhnlich sind die Chromatophoren um so größer, je älter das Objekt ist, sie können selbst im vollkommen retrahierten Zustande mit freiem Auge als einzelne dunkle Punkte erkannt werden. Die expandierte Pigmentzelle ist sehr groß, zeigt zahlreiche, blattartige Fortsätze, deren einzelne Blätter wieder in feine Blättchen geteilt sind, welch letztere gefältelte und gezähnte Ränder aufweisen. Die benachbarten Chromatophoren berühren sich

an ihrer Peripherie und bilden dann Flecke, in denen die einzelnen Zentren nicht unterschieden werden können. An einer mäßig expandierten Zelle bildet Minkiewicz einen Kern ab.

Von den Isopoden sind die Chromatophoren von *Idotea* durch Matzdorff (56) und die von Trichonisciden durch Weber (95) untersucht worden. Die Chromatophoren von *Idotea* haben den Wert einzelner Zellen und sind Scheiben von beträchtlicher Größe, deren Durchmesser etwa 80 μ im Mittel beträgt, doch kommen auch solche von 150 μ vor. Die Zellen haben einen Kern, der allerdings oft durch Pigment verdeckt wird, jedoch an mäßig expandierten Chromatophoren deutlich zu sehen ist; er färbt sich mit Pikrokarmin karminrot. An frischen Präparaten sind die Kerne besser zu sehen als an Alkohol- oder Glyzerinpräparaten. Das Pigment ist staubartig gleichmäßig in den Zelleib eingelagert. Die Chromatophoren besitzen keine Zellmembran, es sind vielmehr amöboide Zellen, an denen keine Muskelfibrillen nachweisbar sind, welche Fortsätze aussenden, die bis in die obere Hypodermisschicht und in das Bindegewebe hineinreichen können, so daß in der Flächenansicht oft Ausläufer über die Zellen hinwegzulaufen scheinen. Da die Ausläufer nicht die ganze Tiefe der unteren Hypodermisschicht einnehmen, so können die Zellen in mehreren Lagen übereinander liegen. Trotzdem es verschieden gefärbte Chromatophoren gibt, weiße und braune, so sind doch beide histologisch vollkommen gleichartig. Die Pigmentzellen der Trichonisciden werden von Weber (95) ohne nähere Angaben über die Form einfach als verzweigte Zellen beschrieben.

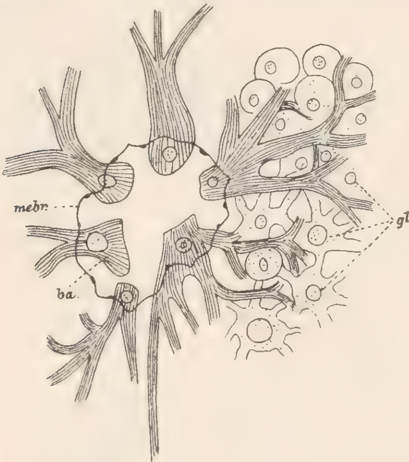


Fig. 28. *Macromysis flexuosa.* Chromatophore aus dem Telson. *mebr* Zellmembran des Sackes, *ba* Basen der Zellen mit Kern, *gl* Drüsengewebe. (Nach Keeble und Gamble.)

Die Chromatophoren der Mysiden zeigen nach Keeble und Gamble (41) ein sehr verschiedenes histologisches Verhalten je nach den einzelnen Gruppen, aber alle Chromatophoren stimmen darin überein, daß es keine einzelnen Zellen, sondern zusammengesetzte Organe sind. Im Telson und den Schwanzlappen bestehen die Zentren dieser Organe aus kugeligen, dünnwandigen Säckchen, von 1—2 mm im Durchmesser, welche von einer wechselnden Zahl von Zellen durchbrochen werden, 5—9 je nach dem Alter der Chromatophore (Fig. 28). Diese Zellen dringen in die Säckchen ein und haben nach auswärts vom Zentrum verzweigte, eine fibrilläre Struktur aufweisende Fortsätze. Am zentralen Ende dieser Zellen liegt je ein Kern. Das Säckchen selbst wird von glatten Epithelien gebildet und enthält in seinem Innern das Pigment in einer klaren oder granulierten cytoplasmatischen Substanz verteilt. In den Brutlamellen (Fig. 29) bestehen die Chromatophoren aus einem großen linsenförmigen Zentrum und stark entwickelten verzweigten Fortsätzen. Das Protoplasma des zentralen Teiles ist fein granuliert und nur schwach gestreift und hängt mit dem Inhalt der Fortsätze zusammen, da es keine deutliche Abgrenzung eines zentralen Sackes gegenüber den Fortsätzen gibt. In dem deutlich fibrillär gestreiften Protoplasma der Fortsätze liegen in der Nähe des Ursprunges eines jeden Fortsatzes 4—5 ovale Kerne, die zu einer Gruppe vereinigt sind. Der ganze zentrale Anteil der Chromatophore wird von einer gesonderten Membran um-

schlossen, die sich auf die Verzweigungen fortzusetzen scheint. Die Chromatophoren der neutralen und kaudalen Gruppe stellen einen dritten Typus dar. Sie bestehen aus einer großen Anzahl einzelner Zellen, welche im Zentrum sowohl untereinander als auch mit einer Protoplasmamasse verschmolzen sind, in welch letzterer ein stark lichtbrechender dicht gefleckter Körper vorhanden ist, der aber kein Kern ist, sondern ein Produkt des umgebenden Protoplasmas. Die Kerne dieser Chromatophoren sind mehr zentral gelegen. Die Aeste sind zahlreicher und stärker entwickelt, und das Zentrum enthält mehr Pigment als bei den anderen Chromatophorentypen. In allen geschilderten Chromatophorentypen erreichen die einzelnen Teile des zusammengesetzten Organes eine beträchtliche Länge, besonders in der neuralen Gruppe, wo sie bis 2 mm betragen können. Die Chromatophoren endigen in bestimmten Endverzweigungen in der Haut und den Eingeweiden, einfachere Endigungen findet man

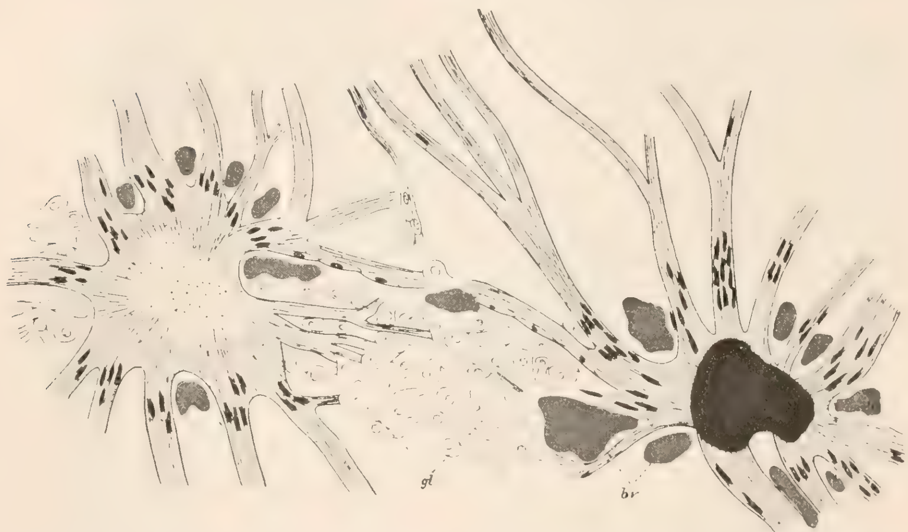


Fig. 29. *Macromysis inermis.* Chromatophoren aus den Brutlamellen. In einer Zelle fehlt das Pigment im Zentrum. *gl* Drüsengewebe, *bv* Farbstoffanhäufung. (Nach KEEBLE und GAMBLE.)

in den Nervensträngen (Bauchstrang) und den Muskeln. Die von den zentralen Körpern entspringenden Zweige oder Aeste, sowie auch die verschieden geformten Endverzweigungen der Chromatophoren stellen röhrenförmige Gebilde dar, deren Wand aus den Zellen besteht, welche die Scheiden um die Chromatophoren und deren Aeste bilden, oder die Wand kann auch aus der Substanz der Aeste selbst bestehen.

Gegen diese Darstellung des histologischen Baues der Chromatophoren wendet sich ganz entschieden DEGNER (11), welcher an *Praunus flexuosus* MÜLL. (= *Macromysis flexuosa* NORM.) keine prinzipiellen Unterschiede im Bau der Chromatophoren von verschiedenen Körperregionen fand. Der Bau der Chromatophoren wird durch die Fig. 30 veranschaulicht und zeigt wesentlich einfachere Verhältnisse als wie sie KEEBLE und GAMBLE beschrieben haben. Nach DEGNERs Beobachtungen ist die Chromatophore ein vielkerniges Gebilde (Syncytium), das von einer Membran umgeben wird, die sich auf die Fortsätze (Chromorhizen) verfolgen läßt. Die Pigmentmasse liegt in einzelnen membranlosen Schollen. Die Stellung der Kerne ist je nach der Pigmentexpansion oder -retraktion verschieden, sie liegen bei Expansion an der Basis der Chromorhizen, dagegen mehr



Fig. 30. *Praunus flexuosus.* Sagittalschnitt durch das sechste Abdominalsegment. Die Chromatophore zeigt Schollenteilung. *K* Kerne, *gl* drüsiges Gewebe, *Gg* Ganglion des Segmentes, *N.ac.* Nervus acusticus, *R* Rectum. (Nach Degner.)

im Innern der Schollen, wenn das Pigment retrahiert ist. Die Zahl der Kerne wechselt sehr stark und nimmt auch im späteren Leben noch zu, da Teilungsfiguren an erwachsenen Exemplaren mehrfach beobachtet wurden. Die Chromatophorenmembran betrachtet DEGNER als ein Produkt der Chromatophoren, da es ihm nie gelang, die von den englischen Autoren beschriebenen Zellen bzw. deren Kerne zu entdecken, deren Produkt die Chromatophorenmembran sein sollte.

Die vom Körper der Chromatophore ausgehenden Chromorhizen zeigen, wie bereits KEEBLE und GAMBLE mehrfach erwähnt haben, eine deutliche Fibrillenstruktur. DEGNER hält diese Fibrillenstruktur in Uebereinstimmung mit FRANZ (17, 18) durch ein Stäbegerüst bedingt, doch nimmt er im Gegensatz zu FRANZ an, daß dieses Stäbegerüst nicht persistiere, weil die „Achsenstränge“, die hellen Linien in den Chromorhizen, bei totaler Ballung vollkommen verschwinden und erst während der Expansion wieder auftreten, woraus DEGNER schließt, daß sie regelmäßig erst bei der Pigmentexpansion gebildet werden. Die letztere Ansicht ist aber nicht bewiesen, sogar sehr unwahrscheinlich, denn die Unsichtbarkeit der Achsenstränge an den pigmentfreien Chromorhizen kann keineswegs als Beweis für das Nichtvorhandensein angeführt werden. DEGNER gibt ja auch an, an vollständig retrahierten Chromatophoren niemals einen Kontur der Fortsätze gesehen zu haben, nur wenn Spuren von Pigment zurückbleiben, dann täuschen sie eine Wandung der Fortsätze vor. Da aber DEGNER trotzdem an der präformierten Gestalt der Chromatophore festhält, so ist gar nicht einzusehen, warum das Unsichtbarwerden der Achsenstränge gerade gegen deren Persistenz sprechen sollte. Uebrigens hat BAUER (2) an den dicken Aesten der Chromatophoren nach Osmiumbehandlung ein System von Stützfasern auch bei retrahiertem Pigment beschrieben. An vollständig expandierten Chromatophoren konnte DEGNER niemals eine direkte Verbindung der Chromorhizen zweier benachbarter Pigmentzellen beobachten.

Von wesentlicher Bedeutung für die Physiologie der Chromatophoren scheint ihre innige Verbindung mit einem Drüsengewebe zu sein, die KEEBLE und GAMBLE folgendermaßen beschreiben. Jeder zentrale Teil der Chromatophore ist umgeben von einer Zone von Zellen, welche große gefleckte Kerne aufweisen; ein Saum dieses Zellengewebes zieht von einer Chromatophore zur benachbarten. Dieses Gewebe findet sich hauptsächlich an den hinteren Enden der Abdominalsegmente, wo es ein breites Band von eckigen Zellen bildet, welche zur tieferen Lage der Epidermis gehören. Die visceralen Chromatophoren, sowie die der Brutlamellen sind durch ähnliche nur etwas lockerere und tiefer liegende Gewebszüge miteinander verbunden. Manche der dieses Gewebe zusammensetzenden Zellen sind birnförmig und können sich mit ihren kurzen Enden untereinander verbinden. Ihr Protoplasma ist in verschiedener Weise vakuolisiert und granuliert und zeigt offenbar verschiedene Phasen einer sekretorischen Tätigkeit. Die Bedeutung dieser Zellen für die Entstehung der Chromatophoren und des Pigmentes konnten KEEBLE und GAMBLE nicht auffinden.

Auch DEGNER (11) erwähnt ein drüsig erscheinendes Gewebe in der Nähe der Chromatophoren, das er aber in keine funktionellen Beziehungen zu den Chromatophoren bringt, weil es an einzelnen Stellen, z. B. den Antennenbasalgliedern, fehlt.

Genauere Angaben über die Histologie der Chromatophoren bei Macruren wurden an folgenden Familien beschrieben: *Hippolyte* (KEEBLE und GAMBLE, 23, 43), *Crangon* (KEEBLE und GAMBLE, 23, 43; POUCHET, 76; DEGNER, 11), *Palaemon* bzw. *Leander* (POUCHET, 76; DOFLEIN, 14; FRÖHLICH, 19; DEGNER, 11), *Homarus* (POUCHET, 76) und *Pandalus* (FRANZ, 18). Da auch hier offenbar bei den verschiedenen Familien weitgehende Unterschiede im histologischen

Bau der Chromatophoren vorliegen, so sollen die einzelnen Familien getrennt behandelt werden.

Wir beginnen mit den Chromatophoren von *Hippolyte* und *Crangon*, welche von Keeble und Gamble (23, 43) eingehend untersucht worden sind. Die ausgewachsenen Chromatophoren von *Hippolyte* und *Crangon* sind in der Regel zwei- oder auch dreifarbig. Während die genannten englischen Forscher eine echte Polychromasie der einzelnen Zelle beobachtet haben, glaubt Pouchet (76), dem die Mehrfachfärbung der Chromatophoren bei *Crangon* nicht entgangen war (Fortsätze gelb und violett gefärbt, Zentrum rot), daß diese Erscheinung darauf zurückzuführen sei, daß mehrere verschieden gefärbte, aber vollständig voneinander getrennte Chromatophoren dicht nebeneinander liegen, von denen jede einzelne durch verschiedene entgegengesetzt wirkende Einflüsse einen verschiedenen Grad der Expansion, bzw. Retraktion aufweist. Sowohl die Beobachtungen von Keeble und Gamble selbst, als auch die gleichen Beobachtungen Dofleins (14) an *Leander* lassen aber keinen Zweifel darüber, daß Pouchets Anschauung unrichtig ist, so daß es sich in der Tat um eine echte Polychromie der einzelnen Chromatophoren handelt.

Da nun die genannten englischen Forscher in den beiden Arbeiten (23, 43), welche sich mit dem Bau der Chromatophoren von *Hippolyte* beschäftigen, eine etwas verschiedene Beschreibung der Chromatophoren geben, so darf man wohl annehmen, daß die Chromatophoren ein und derselben Art an verschiedenen Körperstellen verschieden gebaut sind, da die in der später erschienenen Arbeit (43) enthaltenen Angaben nirgends erkennen lassen, daß sie eine Richtigstellung der früheren Beobachtungen sein sollen. In der ersten Publikation (23) werden die Chromatophoren aus den Querbändern des Abdomens von *Hippolyte varians* folgendermaßen beschrieben. Zuweilen ist ein zentraler Körper vorhanden, von dem sich verzweigende und untereinander anastomosierende Fortsätze entspringen; meist sind aber zwei dicht gefärbte schlecht abgrenzbare Portionen eines im durchfallenden Lichte rot gefärbten Körpers vorhanden. Die dicht verzweigten, stellenweise anastomosierenden Fortsätze sind Röhren mit deutlicher Wandung, was um so sicherer erkannt werden kann, wenn die Pigmentkörnchen sie nicht vollkommen erfüllen. Da die Fortsätze von einer eigenen Membran begrenzt werden, so kommt ihnen eine feste, das soll wohl heißen unveränderliche Struktur zu. Es ist nicht möglich, an den Chromatophoren einen getrennten Zellcharakter nachzuweisen, sie bilden vielmehr ein kontinuierliches Netzwerk, in dem einzelne deutlich hervortretende Flecke als Zentren der Chromatophoren anzusprechen sind. In der späteren Abhandlung (43) finden sich folgende Angaben. In der Haut von *Hippolyte* kommen alle Entwicklungsstadien als auch Degenerationsstufen der Chromatophoren vor. Bei der erwachsenen *Hippolyte* bestehen die Pigmentzellen aus einer Reihe kernhaltiger, birnförmiger Abteilungen, von denen verzweigte röhrenförmige Fortsätze entspringen, die mit baumförmigen Verzweigungen in den Intercellularräumen endigen. Die einzelnen Abteilungen sind flache Zellen (Cönocyten), die in zwei konzentrischen Reihen angeordnet sind. Das Cytoplasma dieser Zellen ist in einer für Tiere ungewöhnlichen Weise differenziert in ein festes lichtbrechendes Ektoplasma, welches einen Wall bildet um die innere Zone des flüssigen Endoplasmas. *Hippolyte gaimardii* zeigt einen etwas einfacher gebauten Chromatophorentypus, bezüglich dessen Details auf das Original verwiesen werden muß. Auch bei *Hippolyte varians* kommen einfacher gebaute Chromatophoren vor, die aus drei oder noch weniger Zellen bestehen.

Die Chromatophoren von *Crangon* sind im wesentlichen so gebaut wie die von *Hippolyte*. Sie zeichnen sich durch ihre beträchtliche Größe aus, sie sind im Gegensatz zu jenen von *Hippolyte* nur selten in der Muskulatur zu finden, haben ein eigenes violettes Pigment, das bei *Hippolyte* fehlt, besitzen aber kein spe-

zielles nächtliches Pigment, welches bei *Hippolyte* die blaue Nachtfärbung hervorruft, worauf später noch ausführlich eingegangen werden wird.

Die großen, schon mit bloßem Auge sichtbaren Chromatophoren von *Palaemon* wurden bereits von POUCHET (76) beschrieben. Sie zeigen gelbe, stark verzweigte Fortsätze, welche von einem roten Zentrum auszugehen scheinen. Die roten Chromoblasten des Zentrums können gleichfalls expandiert sein. Es sei gleich hier erwähnt, daß POUCHET bei *Homarus* große rote in der Hypodermis gelegene Chromoblasten mit großen Kernen beschreibt. Neuerdings haben die Chromatophoren von *Palaemon* = *Leander* durch DOFLEIN (14) eine sehr sorgfältige Untersuchung erfahren, wodurch die Angaben POUCHETs wesentlich erweitert worden sind. Die Größe der Chromatophoren bei *Leander xiphias* ist eine sehr wechselnde an den verschiedenen Körperstellen, einige sind so groß, daß sie schon mit freiem Auge erkannt werden können, während andere erst mit starker Vergrößerung zu sehen sind. Die Chromatophoren sind rhizopodenähnliche verästelte Gebilde, in deren zentraler Masse das Pigment zu einem Ballen konzentriert sein kann. Von diesem Zentrum gehen Verästelungen aus, die DOFLEIN „Chromorhizen" nennt, welche bei manchen Chromatophoren zahlreich und fein verästelt sind, während sie bei anderen geringer an Zahl und gröber erscheinen. Die vom Zentrum entspringenden Fortsätze, welche nach allen Richtungen einer zur Oberfläche parallelen Ebene ausgehen, sind starke Stämme, welche oft bandartig abgeplattet sind und an der Basis ihre Zusammensetzung aus einer Anzahl feinerer Stränge erkennen lassen. Nach den Enden zu werden die Chromorhizen im allgemeinen feiner, doch kann man auch gelegentlich an den Enden knollenförmige Anschwellungen beobachten, worauf bereits KEEBLE und GAMBLE (43) bei Beschreibung der Chromatophoren von *Hippolyte varians* aufmerksam gemacht haben. Auch DOFLEIN (14) stimmt mit den englischen Autoren darin überein, daß er hervorhebt, man habe „oft den Eindruck, als sei ein röhrenförmiger Hohlraum vorhanden, welcher die präformierte Grundlage der Chromatophore darstellt", was besonders deutlich an den durch Druck veränderten Chromatophoren zu sehen ist. An den Enden der Chromorhizen ist nicht selten der Farbstoff in Form einer dünnen Lamelle ausgebreitet, welche im Umriß an den Fuß eines Schwimmvogels erinnert; darin läßt sich schon im frischen Zustand das Vorhandensein eines axialen Zellskelettes erkennen, das aus glashellen stark lichtbrechenden Stäben besteht, welche sich in der Mitte der Chromorhizen hinziehen, und an welche der Farbstoff sich anschmiegt. Dieses Skelett ist offenbar das von FRANZ zuerst an Fischchromatophoren (17) und neuerdings auch an Crustaceen (18) beobachtete Stäbeskelett. Die anderen Typen von Chromatophoren, welche DOFLEIN beschreibt, sind im Prinzip gleich gebaut wie die vorstehend beschriebenen roten Chromatophoren, von denen sie sich aber durch die Anwesenheit von gelbem Pigment neben den roten in den Chromorhizen unterscheiden, oder eventuell kann das gelbe Pigment alle Chromorhizen erfüllen und das rote nur auf das Zentrum beschränkt sein. Endlich gibt es rein gelbe und rein weiße Chromatophoren. Die letzteren sind besonders häufig bei *Leander treillanus*. MEGUŠAR (59) bestreitet auf Grund seiner Beobachtungen die Existenz rein gelber Chromatophoren bei *Leander rectirostris*, indem er, allerdings ohne Beweise dafür erbracht zu haben, annimmt, das rote Pigment werde im Licht in gelbes umgewandelt. Obgleich auch die weißen Chromatophoren ganz ähnlich wie die farbigen gebaut sind, so unterscheiden sie sich von den letzteren dadurch, daß ihre Verzweigungen plumper und reicher an Verdickungen sind, und ihr Inhalt weniger flüssig ist. Es kommen rein weiße Chromatophoren vor, bei denen ein zentraler Teil von den Chromorhizen kaum zu unterscheiden ist. Endlich zeigen die Chromorhizen der weißen Chromatophoren keine Längsstreifung. DOFLEIN glaubt, daß sie meist nur durch die Pigmentmassen verdeckt ist. Auch die weißen Chromatophoren können bi- oder trichromatisch sein und neben

weißem noch gelbes oder rotes oder beide Pigmente enthalten. Fröhlich (19) bildet um die Chromatophoren von *Palaemon treillanus* eine homogene gelbe Zone ab, welche nicht näher beschrieben ist.

Die Chromatophoren von *Pandalus* und *Crangon* hat Franz (18) untersucht. Bei *Pandalus* sind die Pigmentzellen feuerrot, die reichverzweigten Fortsätze endigen mit feinen Ausläufern oder kommunizieren mit denen anderer Zellen. Soweit die Fortsätze von rotem Pigment frei sind, erscheinen sie hochgelb, daneben kommen aber auch manchmal ganz ungefärbte Fortsätze vor, die sich deutlich mit starker Vergrößerung beobachten lassen. Diese Fortsätze zeigen nun genau wie die mit Pigment noch erfüllten eine deutliche parallele fibrilläre Streifung, welche nach dem Uebergang in die Zentralscheibe der Chromatophore einen mehr



Fig. 31. Chromatophore von *Pandalus*. Fibrilläre Streifung. (Nach Franz.)

zirkulären Verlauf annimmt (Fig. 36), während nach Keeble und Gambles Bildern von Mysiden die Radiärstreifung in der Mitte der Zelle aufhört. Nach den Beobachtungen von Franz (18) ist die Mitte der Chromatophorenscheibe von einer Körnelung erfüllt, über welche nur an einigen Stellen die Streifung quer hinwegzieht. Diese Parallelstreifung rührt von einem feinen Stäbchenskelett her, das in den Fortsätzen radiär angeordnet ist, aber innerhalb des Zellkörpers ein Fachwerk bildet, dessen Stäbe nach allen Seiten verlaufen und so die zentrale Körnelung hervorrufen. Bei *Pandalus* ist die Beobachtung des Stäbeskelettes durch das dichte rote Pigment erschwert, sie ist leichter bei *Crangon*, dessen Pigment grobkörniger ist.

C. Die Pigmente.

In den vorausgehenden Ausführungen war zwar gelegentlich von dem in den Chromatophoren eingeschlossenen Pigment die Rede, aber eine genauere Beschreibung der Arten und des chemischen Verhaltens des Pigmentes mußte einem eigenen Abschnitt vorbehalten bleiben.

Schon die große Mannigfaltigkeit im anatomischen und histologischen Bau der Chromatophoren läßt vermuten, daß auch die färbenden Substanzen verschiedenartig, nicht nur in der Farbe, sondern auch in ihrer Anordnung innerhalb der Zelle sein werden. In der Tat finden wir auch, daß die Pigmente diffus in den Zellen verteilt sind, wie z. B. das blaue Pigment der Nachtfarbe bei *Hippolyte* und *Palaemon* (Keeble und Gamble, 41, 43; Pouchet, 76), oder das grüne Pigment an bestimmten Körperstellen von Caprelliden, welches P. Mayer (58) beschrieben hat, doch erwähnt Mayer, daß bei *Caprella dentata* das grüne Pigment nicht an Chromatophoren gebunden ist. Schon Pouchet (76) unterscheidet die Chromatophorenpigmente in gelöste und gekörnte, wobei die Körnelung selbst wieder sehr verschieden sein kann, indem das Pigment in Form feinsten Staubes in den Zellen enthalten sein kann, wie z. B. in den Pigmentzellen von *Idotea* (Matzdorff, 56), oder in den karminroten Chromatophoren von *Trichoniscus roseus* (Weber, 95), oder es bildet winzig kleine Körnchen, wie die Pigmente der Chromatophoren der Caprelliden (Haller, 28; P. Mayer, 58), oder es bilden sich größere oder kleinere Farbstoffpartikel, die dann so gelagert sind, daß die größeren Teilchen in der Mitte des Zellkörpers, die kleineren in den Verzweigungen liegen. Ein solches Verhalten beschreibt Doflein (14) bei den gelben Chromatophoren von *Leander*. Auch große Farbstoffklumpen kommen vor, welche von Doflein als Tropfen angesehen werden; auch Matzdorff (56) sowie andere Autoren erwähnen vielfach gefärbte Oeltropfen in den Zellen, so z. B. bildet das rote Pigment bei *Pandalus* eine dicke, ölige Flüssigkeit, welche keine Körnchenstruktur erkennen läßt (Franz, 18).

Degner (11) teilt die Chromatophoren nach der Beschaffenheit ihrer Pigmente in folgende drei Klassen: 1) mit rein flüssigem Pigmente (rot, orange, gelb, violett, blau), 2) mit flüssiger gefärbter Grundmasse, in der Pigmentkörner von (stets?) anderer Färbung liegen (sepiabraune Körner in gelber Grundmasse, rotbraune bis braunviolette Körner in rötlichgelber Grundmasse), 3) mit rein körnigem Pigment (gelb, weißgelb, weißopak). Manche Chromatophoren haben aber verschiedene Pigmente, wie z. B. *Siriella armata*, bei der die Lateralchromatophoren aus gelbkörnigen und rotflüssigen Abteilungen bestehen. Degner nimmt ebenso wie Keeble und Gamble an, daß die verschiedenen Pigmente in vollständig voneinander getrennten Abteilungen der Chromatophoren sich befinden. Das ist ein Widerspruch zu der von ihm früher als allgemein gültig angeführten Beobachtung, daß die Pigmentschollen durch keine Membran voneinander abgegrenzt sein sollen, während Keeble und Gamble eine solche für die einzelnen Abteilungen annehmen, wie auch Bauer (2) für die Chromatophoren von *Leander* angibt, daß das Zentrum aus mehreren blasigen Hohlräumen besteht, welche bei maximaler Kontraktion des Farbstoffes diesen vollkommen aufnehmen; und zwar erfüllt der rote und gelbe Farbstoff getrennte Kammern. Wenn Degners Beobachtung richtig ist, dann kann sie nur für die monochromen, aber nicht für die polychromen Chromatophoren Geltung haben. Noch ein zweiter Punkt der Degnerschen Einteilung erfordert eine Richtigstellung. In den Chromatophoren mit flüssiger gefärbter Grundsubstanz sind die Körnchen durchaus nicht sicher von anderer Farbe. Hier handelt es sich offenbar nur um Konzentrationsunterschiede, wodurch die Körner anders gefärbt erscheinen als die Grundsubstanz.

Die flüssigen Pigmente der ersten und zweiten Gruppe Degners erscheinen nur bei schwacher Vergrößerung homogen, bei starker Vergrößerung beschreibt Degner in ihnen eine Ansammlung feinster Tröpfchen. Bei der zweiten Degnerschen Gruppe lassen sich in der gleichmäßig gefärbten Grundsubstanz die Tröpfchen weniger deutlich erkennen. Dagegen sind die in der Grundsubstanz verteilten grossen runden Pigmentkörner um so auffallender.

Wir wollen nun zu den verschieden gefärbten Pigmenten selbst übergehen. Obwohl die Farbenskala der Körperfarben eine ziemlich reichliche zu sein scheint, so sind doch die eigentlichen Pigmentfarben auf die verschiedenen Töne von Rot, Gelb, Braun bzw. Schwarz und Violett beschränkt, zu denen noch ein blauer Farbstoff hinzutritt.

Das Grün der Körperfarbe ist mit wenigen Ausnahmen durch die Mischung von gelben und blauen Pigmenten hervorgebracht. Außer der bereits erwähnten Angabe von P. Mayer (58) über grünes Pigment bei den Caprelliden habe ich nur noch bei Lereboullet (49) die Angabe gefunden, daß bei *Astacus* zwischen den Maschen im Netzwerk der roten Chromatophoren sehr kleine grüne Flecke liegen, die bei mikroskopischer Untersuchung sich als sternförmige Zellen vom Typus der gewöhnlichen Pigmentzellen zeigen. Endlich gibt es eine nicht unbeträchtliche Anzahl von Crustaceen, welche weißes Pigment besitzen, z. B. *Caprella grandima* (P. Mayer, 58), *Idotea* (Matzdorff, 56; Bauer, 1), *Leander* (Doflein, 14; Degner, 11), *Praunus flexuosus* (Degner, 11). Bei *Stenorhynchus phalangium* enthielten die Chromatophoren nur weißes Pigment, es fehlte aber gänzlich bei *Pandalus annulicornis* (Degner, 11).

Das rote Pigment ist bei den Crustaceen, wie überhaupt bei allen Meerbewohnern außerordentlich verbreitet, es findet sich insbesondere bei den Tieren der Tiefsee und hat schon lange Zeit die Aufmerksamkeit aller Biologen auf sich gelenkt. Gerade das Vorherrschen der roten Färbung bei der Tiefseefauna hat zu verschiedenen Hypothesen über die biologische Bedeutung dieses Farbstoffes Anlaß gegeben. Es ist kein Wunder, daß man versuchte, unter dem gewaltigen Einfluß der Lehre von der Farbenanpassung diese Rotfärbung durch Nützlichkeit zu erklären, wobei oft die kompliziertesten Spekulationen sich einer Anhängerschaft erfreuten und als wirkliche Erklärungen angesehen wurden. So hat Verill (94) die rote Farbe als besonders wirksame Schutzfarbe der Tiefsee angesprochen, weil in dem grünen Lichte des Wassers das Rot die Komplementärfarbe sei, wodurch die Tiere dann schwarz erscheinen würden. Diese Klügelei wird wohl heute niemand mehr ernst nehmen wollen. Eine andere Erklärung auf biologischer Basis wäre durch die bereits schon verschiedentlich betonte Tatsache (Keeble und Gamble, 23, 41; Fuchs, 21; Doflein, 14) möglich, daß die Pigmente Produkte des Stoffwechsels seien und durch besondere Stoffwechseländerungen z. B. zur Zeit der Geschlechtsperiode (Fuchs, 21, 22, Erklärung des Hochzeitskleides) besonders reichlich erzeugt würden. Außerdem kommt noch hinzu, daß die Pigmente auch als Teile eines Organsystems funktionieren könnten, dessen Aufgabe es ist, dem Organismus einen Teil der strahlenden Energie zuzuführen, also als Sensibilisatoren zu dienen, der ohne diese Pigmente verloren gehen würde (Fuchs, 22). Aehnliche Gedanken hat, wie ich jetzt ersehe, schon Weber (95) ausgesprochen, indem er die Pigmente in den Dienst der Wärmeregulation poikilothermer Tiere stellte. Aber ich möchte gerade bezüglich der Rotfärbung der Tiefseefauna darauf hinweisen, daß diejenigen Strahlen, welche in die Tiefe gelangen, nur die längsten Wellenlängen haben können, für deren Absorption dann rot die geeignetste Färbung wäre, da sie natürlich auch am ehesten geeignet erscheint, die ultraroten Strahlen, die Wärmestrahlen, zu absor-

bieren, über deren Vordringen in die Tiefe des Weltmeeres wir leider keine Kenntnis besitzen. Die interessanten Versuche von CHUN über das Vordringen des Lichtes in die Wassertiefe können uns darüber keinen Aufschluß geben, weil CHUN nur die chemisch wirksamen Strahlen mit der photographischen Platte prüfen konnte, die aber die kurzwelligen sind, welche am leichtesten durch die suspendierten Teilchen am Vordringen verhindert werden, wie die Entstehung der Himmelsbläue lehrt, während die roten Strahlen noch durch getrübte Medien hindurchgelangen können, worauf zum großen Teil die Rotfärbung des Abend- und Morgenhimmels mitberuht. Allerdings kann das Vordringen dieser Strahlen nicht in große Tiefen reichen; es ist daher von großer Wichtigkeit darauf hinzuweisen, daß nach NEWBIGIN (69) die Rotfärbung der Tiefseecrustaceen durch den Mangel an Kalksalzen bedingt sein soll, der die Bildung der orangefarbenen Kalkverbindung nicht eintreten läßt.

Nach dieser allgemeinen Abschweifung wollen wir zum speziellen Verhalten des roten Pigmentes zurückkehren. Es ist beschrieben worden bei *Branchipus* (POUCHET, 75) in den Chromatophoren der Schwanzgegend, bei verschiedenen Daphnien, insbesondere sind die Siden des Bodensees rot gefärbt (WEISMANN, 96). Bei Caprelliden (P. MAYER, 58) findet sich ein äußerst fein verteiltes rotes Pigment, ferner von Isopoden bei *Idotea* (MATZDORFF, 56; P. MAYER, 57), bei *Trichoniscus roseus* (WEBER, 95), bei welch letzterem der diffus verteilte karminrote Farbstoff ölartige Beschaffenheit hat, der bei Zusatz von Kalilauge gelöst wird und sich mit Osmium schwärzt, weshalb ihn WEBER für ein Fett hielt. Die Mysiden (KEEBLE und GAMBLE, 39, 41) besitzen gleichfalls rotes Pigment. Sehr sorgfältig untersucht wurde aber dieser Farbstoff bei verschiedenen Makruren, so bei *Hippolyte* (KEEBLE und GAMBLE, 39, 41, 43), wo er insbesondere mit dem Alter an Menge zunimmt, während junge Tiere wenig rotes Pigment besitzen. Eines der beliebtesten Untersuchungsobjekte stellt *Palaemon* = *Leander* dar, wo POUCHET (76) mehrfache Modifikationen dieses Pigmentes erwähnt. Im gelösten Zustande ist es rosa oder rot, im gekörnten Zustand braun. Daß neben den rein roten Chromatophoren auch solche mit Beimengung von Gelb und Blau vorkommen, hatten KEEBLE und GAMBLE bereits an *Hippolyte* und *Palaemon* (39, 41, 43) mehrfach beschrieben, genauer untersucht und sorgfältig abgebildet wurden aber die verschiedenen Chromatophoren zuerst von DOFLEIN (Fig. 32—36). Die Chromatophoren von *Leander treillanus* scheinen vielfach rein rot zu sein, aber meist sind geringe Mengen von Gelb beigemischt, so daß DOFLEIN die Frage, ob es in der Tat rein rote Chromatophoren gibt, bei diesem Tier unentschieden läßt, weil geringe Spuren gelben Pigmentes sehr leicht von dem in großer Menge vorhandenen roten Pigment verdeckt werden können. In der Tat erwiesen sich die Chromatophoren in allen genau untersuchten Fällen als polychromatisch. Diese roten polychromatischen Chromatophoren sind die zahlreichsten, über die ganze Körperoberfläche verteilt, an einzelnen Stellen, z. B. an den Antennen und Körperanhängen, oft lang bandförmig ausgezogen, während sie auf den Körperflächen nach allen Seiten reich verzweigt sind. In rein roten Chromatophoren ist der Farbstoff in Tropfen oder Schollen vorhanden, er ist weniger flüssig als der gelbe Farbstoff. Die Hauptmasse des Farbstoffes ist in eigenartigen homogenen Strängen vereinigt. Besonders dicht liegt das rote Pigment in den Chromatophoren von *Leander xiphias*, wo es im durchfallenden Licht schwarz erscheint. Nach FRÖHLICH (19) soll um die roten Chromatophoren von *Palaemon* stets eine gelbe Zone gelegen sein, die, wenigstens nach den Abbildungen dieses Autors, keinerlei Struktur aufweist. Da weder KEEBLE und GAMBLE diese homogene gelbe Zone erwähnen, so dürfte es sich wahrscheinlich nur



Fig. 32. *Leander treillanus*, stark lichtbrechende Chromatophoren bei auffallendem Licht. a fast rein weiß, b gelb und rot. (Nach Doflein.)

um einen Austritt von gelbem Pigment aus den gelben Chromorhizen handeln, welches das umliegende Gewebe diffus tingiert hat.

Die Angabe von Franz (18) über das rote Pigment von *Pandalus* ist bereits früher erwähnt worden. Rotes Pigment bei *Crangon* erwähnen besonders Pouchet (76), sowie Keeble und Gamble (39, 43), doch sind die roten Chromatophoren weniger zahlreich als die gelben und violetten.

Am längsten bekannt ist das rote Pigment der Astaciden. Schon Rathke (80) erwähnt das Rotwerden verschiedener Krebse nach Konservierung

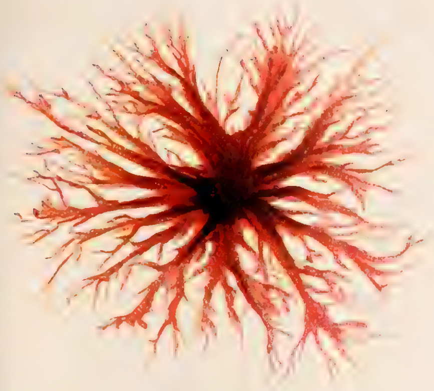


Fig. 33.



Fig. 34.

Fig. 33. *Leander treillanus.* Monochromatische (?), rote Chromatophore. (Nach DOFLEIN.)

Fig. 34. *Leander xiphias.* Rein gelbe Chromatophore. (Nach DOFLEIN.)



Fig. 35.



Fig. 36.

Fig. 35. *Leander treillanus.* Rotgelbe Chromatophore mit reichlich Rot. Längsstreifung der Chromorhizen. (Nach DOFLEIN.)

Fig. 36. *Leander xiphias.* Gelb-rot-blaue Chromatophore. Netzbildung der Chromorhizen. Blauer Farbstoff in den Chromorhizen zum Teil in Schollen, außerdem im Gewebe zwischen den Chromorhizen. (Nach DOFLEIN.)

in Alkohol. Ferner berichten über die Rotfärbuug von *Astacus* und *Homarus* Focillon (15), Lereboullet (49), Valenciennes (93), Pouchet (76); nach letzterem Autor sind die großen roten Pigmentzellen in der Hypodermis sehr zahlreich, sie enthalten ein gelöstes oder sehr fein granuliertes Pigment, dessen Körnchen viel feiner sind als die des gleichzeitig vorhandenen schwarzen. Rotes Pigment wird ferner erwähnt bei *Galathea* (Keeble und Gamble, 41), sowie bei vielen Brachyuren, wovon ich nur *Carcinus* (Keeble und Gamble, 39, 41; Focillon, 15), sowie *Portunus* (Keeble und Gamble, 39) nenne.

Das chemische Verhalten des roten Farbstoffes der Crustaceen wurde zuerst von Pouchet (76) eingehender untersucht, weitere wesentliche Beiträge zu dieser Frage brachten besonders die Arbeiten von Heim (29) und Newbigin (69). Nach Heim ist der bei Crustaceen in der Hypodermis und den Eiern vorkommende rote Farbstoff identisch mit dem roten Farbstoff des Blutes der Crustaceen, der von Heim in Uebereinstimmung mit Halliburton als zur Gruppe der Luteine oder Lipochrome zugehörig betrachtet wird. Auch Newbigin rechnet das rote Pigment zu den Lipochromen. Dieses rote Pigment wurde von v. Merejkowski (61) bei vielen Wirbellosen, aber insbesondere Crustaceen beschrieben und von ihm Tetronerythrin bzw. Zoonerythrin genannt, ein Name, der gar nichts über die chemische Stellung aussagt und sicherlich eine Reihe sehr verschiedener chemischer Körper umfaßt, die eben nur die rote Färbung gemeinsam haben. Die physiologische Bedeutung dieses Farbstoffes soll für die niederen Tiere dieselbe sein, wie die des Hämoglobins für die höheren.

In Wasser ist das Pigment unlöslich (v. Merejkowski, 61); in konzentrierter Schwefelsäure wird es grün, blau, violett und löst sich endlich vollkommen farblos (Pouchet, 76). Die Blaufärbung konnte auch manchmal mit Salpetersäure erzielt werden (v. Merejkowski, 61). In Alkohol, Aether, Schwefelkohlenstoff, Kreosot ist der rote Farbstoff löslich. Die so erhaltenen Extrakte sind orange bis rot gefärbt, je nach dem Lösungsmittel und der Tierart. Die alkoholischen Lösungen werden durch konzentrierte Schwefelsäure blau gefärbt, rauchende Salpetersäure erzeugt eine vorübergehende Grünfärbung, dagegen bewirken andere Säuren, sowie Aetzkali und stark oxydierende Substanzen, sowie Jodjodkali keine Veränderung, so daß das rote Pigment als ein sehr beständiger Körper anzusehen ist. Es ist eine schwer reduzierbare Substanz, nur Wasserstoff in statu nascendi entfärbt sie langsam unter Zerstörung des Körpers, denn die dabei entstandenen Substanzen werden bei ihrer Oxydation nicht mehr rot (Heim, 29). Bei Behandlung der alkoholischen Lösung mit Soda (Newbigin, 69) fällt ein orangeroter Niederschlag aus, während die Lösung gelb wird. Aus der roten Kreosotlösung (Pouchet, 76) fällt Schwefelsäure einen grünlichen Niederschlag aus. Die Lösungen in Kreosot und Aether sind beständig und werden vom Licht nicht verändert. Pouchet hat eine Reindarstellung des Pigmentes nach Ausfällung der Eiweißkörper durch Kochen oder andere Eingriffe versucht, wobei die Gewebe mit einer kochenden Mischung von Alkohol und Aether behandelt wurden. Er erhielt auf diese Weise hexagonale Kristalle, die in Alkohol, Glyzerin unlöslich, wohl aber in Aether löslich sind. Beim Eindampfen einer Mischung von Alkohol und Aether, welche die Kristalle enthält, bekommt man ein orange-

farbenes Oel und ein diffus rotes Pigment, letzteres ist in Aether oder Benzin löslich. Die Lösung erscheint im auffallenden Licht rot, im durchfallenden blau.

Newbigin (69) hat durch ein Darstellungsverfahren, bezüglich dessen auf das Original verwiesen wird, das Pigment in reinem trockenem Zustand als ein rotes Pulver erhalten, das sich in Aether mit Orangefarbe löst, nach Verdampfen des Aethers kehrt die rote Farbe wieder zurück. Das gleiche gilt für die gelbe Lösung in Petroläther. Der Farbstoff ist in Eiweißlösungen leicht löslich. Im Gegensatz zu v. Merejkowski (61) gibt Newbigin an, daß durch Extraktion der Hypodermis von *Homarus* mit Wasser eine rote Lösung erhalten wird, die dunkler wird durch Hinzufügung einer Spur von Neutralsalzen, wodurch die Globuline in Lösung gehen; endlich ist das Pigment in Lösungen, die Albuminate enthalten, löslich.

Das rote Pigment, welches von Moseley als Crustacoerubin bezeichnet worden ist, ist in seinen orange oder roten Lösungen farbunbeständig. Das trockne Pigment färbt sich mit Schwefel- und Salpetersäure stark blau, welche Farbe gleichfalls unbeständig ist. Die Verbindungen des Pigmentes mit Na, K, Ca, Ba, Mg sind orange gefärbt, sie sind unlöslich in kaltem Alkohol, jedoch löslich in Aether, Petroläther und Benzol. In alkalischen Lösungen sind sie unlöslich, dagegen leicht löslich in Eiweißlösungen, aus denen sie durch alle Eiweiß fällenden Substanzen niedergeschlagen werden. Obzwar das rote Pigment in Fetten löslich ist, so scheint es doch bei den von Newbigin untersuchten Crustaceen nicht in Verbindung mit Fett vorzukommen. Verdünnte Lösungen zeigen ein Absorptionsband bei der Linie F; durch Hitze nimmt das Pigment eine gelbe Farbe an.

Mit Rücksicht auf die Verbindungen des roten Pigmentes mit Alkalien und alkalischen Erden, die orange gefärbt sind, erklärt Newbigin die rote Farbe der Tiefseecrustaceen rein chemisch dadurch, daß bei diesen Tieren, die nur wenig Kalk in ihren Schalen haben, die ursprünglich rote Farbe erhalten bleibt, weil die orangefarbenen Kalkverbindungen sich nicht bilden können.

Obzwar das gelbe Pigment bei Crustaceen ebenfalls sehr häufig ist, so tritt doch seine Menge gegenüber den anderen Farbstoffen, insbesondere gegenüber den roten wesentlich zurück, ja es gibt Tiere, wie z. B. *Galathea*, bei denen das gelbe Pigment vollständig fehlt mit Ausnahme eines kleinen maxillaren Zentrums (Keeble und Gamble, 39).

Besonders erwähnt wird gelbes Pigment bei folgenden Crustaceen: *Branchipus* (Pouchet, 75), Daphniden, *Polyphemus oculus* O. F. Müller (Weismann, 96), Caprelliden (P. Mayer, 58), *Phronima sedentaria* (Minkiewicz, 63), *Idotea* (Matzdorff, 56; Bauer, 1), *Squilla* (Pouchet, 76), Mysiden (Keeble und Gamble, 39, 43), *Hippolyte* (Pouchet, 76; Keeble und Gamble, 23, 39, 43), *Palaemon* = *Leander* (Pouchet, 76; Keeble und Gamble, 23, 39, 43), *Crangon* (Pouchet, 76; Keeble und Gamble, 39, 43), *Pandalus* (Franz, 18), *Homarus* (Pouchet, 76; Newbigin, 69), *Nephros norwegicus* (Newbigin, 69; Keeble und Gamble, 39), *Palinurus* (Focillon, 15), *Galathea* (Keeble und Gamble, 39), *Pagurus* (Pouchet, 76), *Carcinus* und *Portunus* (Keeble und Gamble, 39, 41). Ferner hat Doflein (13) bei einigen Brachyuren der Tiefsee gelbes Pigment erwähnt.

Die Chromatophoren, welche das gelbe Pigment enthalten, sind zweierlei Art, einmal Zellen, die sich durch ihre besondere Größe auszeichnen und einen rundlichen Kern haben, wie z. B. bei *Crangon* (Pouchet, 76) und an den Seiten der Abdominalringe von *Palaemon* (Pouchet, 76; Doflein, 14). Auch Keeble und Gamble (43) erwähnen, daß in den aus mehr als einer Zelle zusammengesetzten Chromatophoren von *Hippolyte gaimardi* stets zweierlei Zellen vorhanden sind, die kleineren enthalten das rote, die größeren das gelbe Pigment. Die andere Art von gelben Chromatophoren ist von Pouchet (75) bei *Branchipus* beschrieben worden. Diese Zellen sind sehr klein und schwer zu sehen, sie bilden ein Netzwerk, „in dessen Maschen die großen Kerne der Hypodermiszellen liegen", was wohl nur so zu verstehen ist, daß sie die Hypodermiszellen vollkommen umspinnen. Gelbe Chromatophoren finden sich vereinzelt an verschiedenen Stellen des Körpers, reichlich hingegen im Magen, der Leber und dem Darm der Crustaceen (Keeble und Gamble, 39, 41), wo es allerdings durch das oberflächlich gelegene braune Pigment fast ganz verdeckt wird, ferner finden sich gelbe Chromatophoren in großen Mengen an den Thoracalbeinen von *Leander treillanus* (Doflein, 14). Das Pigment selbst ist in verschieden großen Körnern in den Zellen enthalten (Pouchet, 76; Doflein, 14), die so verteilt sind, daß die größeren Partikel im Zentrum, die kleineren in den Fortsätzen liegen; manchmal liegen auch große Farbstoffklumpen ganz vereinzelt zwischen den Fortsätzen. In feinster Verteilung erscheint der Farbstoff als feines Pulver. Während Keeble und Gamble (39, 41) den gelben Farbstoff als kristallinisch beschreiben, nimmt Doflein (14) einen flüssigen Aggregatzustand an, indem er die großen Teilchen als Tropfen bezeichnet. Sie fließen auf Druck mit anderen, auch feineren Teilchen zu großen Tropfen zusammen. Große Tropfen sind dunkelorange, kleine blaßgelb und bei feinster Verteilung durchscheinend oder durchsichtig, so daß sie kaum sichtbar sind. Es ist möglich, daß bei *Leander* die gelben Chromatophoren die einzigen monochromatischen sind. An den polychromatischen Chromatophoren zeichnen sich die gelben Chromorhizen dadurch aus, daß sie länger sind als die roten.

Die gelben Chromatophoren zeigen unter verschiedenen Bedingungen Expansion und Retraktion des Pigmentes, doch sind diese Pigmentbewegungen nicht gleichgerichtet mit jenen der roten (Pouchet, 76), das gelbe Pigment reagiert bei *Macromysis* weniger stark auf Reize, welche das dunkle Pigment ausbreiten, dagegen soll es bei *Hippolyte* rascher auf Licht reagieren als das rote (Keeble und Gamble, 39, 41).

Gelbe Oeltropfen wurden von Matzdorff (56) bei *Idotea* beschrieben, während Pouchet (76) bei Crustaceen ganz allgemein stark glänzende gelbe Tropfen erwähnt, die im Gewebe liegen, ohne sich über die nähere Natur dieser Tropfen auszusprechen. Endlich wäre noch der diffuse gelbe Farbstoff in der Umgebung der roten Chromatophoren von *Palaemon* zu erwähnen, den Fröhlich (85) beschreibt.

Ueber das chemische Verhalten des gelben Pigmentes liegt außer einigen Bemerkungen von Pouchet (76) nur die Arbeit von Newbigin (69) vor. Das schwer rein darzustellende Pigment ist leicht löslich in Aether, dagegen nur wenig in kaltem Alkohol und Petroläther. Beim Verseifen der Lösungen bleibt das Pigment im Alkali und wird von diesem weder durch Hinzufügen von Salzen noch durch Ansäuren getrennt. Durch Hinzufügen von Säuren entsteht eine braune Färbung, aber kein Niederschlag. Im trockenen Zustand ist es gelb gefärbt, gibt mit Schwefel- oder Salpetersäure keine Blau-

färbung, wohl aber mit Salpetersäure Grünfärbung; bei geringen Pigmentmengen wird es orange. Es handelt sich dabei offenbar um eine Oxydation. Dieses gelbe Pigment hält NEWBIGIN im Gegensatz zu KEEBLE und GAMBLE, die allerdings keine chemischen Untersuchungen angestellt haben, nicht für ein Lipochrom, sondern es ist identisch mit dem gelben Pigment der Leber, dem Hepatochrom, welches als die Stammsubstanz aller Crustaceenpigmente anzusehen ist. Das Hepatochrom kann in das bereits vorhandene rote Lipochrom übergehen. Nach NEWBIGIN könnte vielleicht das gelbe Pigment ein Umwandlungsprodukt des roten sein; diese Vermutung begründet NEWBIGIN mit dem Hinweis, daß viele Crustaceen in der Dunkelheit rot, im Licht gelb sind. Uebrigens hat auch FAXON die gelben Flecke, welche Tiefseecrustaceen zeigen, als Lichteinwirkungen auf das rote Pigment gedeutet. Obwohl dieser Farbenwechsel im Dunkel gar nichts für NEWBIGINS Annahme beweist, denn es gibt rein gelbe Chromatophoren, als auch rote und gelbe Chromatophoren, wo im Licht das Rot bedeutend überwiegt, so kann doch diese Vermutung NEWBIGINS richtig sein; denn für die nahen Beziehungen zwischen rotem und gelbem Farbstoff sprechen vor allem DOFLEINS (14) Befunde, daß gelber Farbstoff in allen genau untersuchten roten Chromatophoren angetroffen wurde; ferner hält auch MEGUŠAR (59) das gelbe Pigment für ein Umwandlungsprodukt des roten.

Viel besser durchforscht als die Beziehungen zwischen dem gelben und roten sind jene zwischen dem roten und blauen Farbstoff, welche eines der interessantesten Kapitel der Physiologie der tierischen Färbung darstellen, obgleich auch hier unsere Kenntnisse noch nicht über gewisse Anfangsstadien hinaus gelangt sind, und noch manche Widersprüche zwischen den einzelnen Autoren zu klären sind, welche vor allem zum großen Teil dadurch herbeigeführt worden sind, daß es offenbar verschiedene blaue Substanzen gibt, die nicht immer streng auseinandergehalten worden sind, und daß vor allem die periodische Blaufärbung, welche manche Crustaceen zur Nachtzeit zeigen (KEEBLE und GAMBLE, 41) den früheren Autoren unbekannt war.

Der blaue Farbstoff ist bei Crustaceen in zwei Modifikationen vorhanden, entweder diffus oder in Form von Körnchen. Dieser körnige Farbstoff wurde zuerst bei einer Reihe von Crustaceen, *Astacus, Homarus, Carcinus* u. a. von FOCILLON (15) als ein kristallinisches Pigment beschrieben, das durch Säuren, auch Magensaft, Alkohol, sowie Kochen sich rot färbt. Dieses kristallinische Pigment ist später von POUCHET (75) bei *Branchipus* wiedergefunden und ausführlich beschrieben worden. Die Kristalle haben verschiedene Größe, die größten sind 6 μ breit und 8 μ lang, doch sind sie meist kleiner, manchmal sogar kaum wahrnehmbar. Sie sollen nicht in anatomischen Gebilden eingeschlossen sein, sondern nur die Protoplasmasubstanz der Chromatophoren äußerlich „bekleiden“. Manchmal liegen sie zerstreut, manchmal sehr dicht, wie in der Wand des Verdauungstraktes. Hier scheinen sie auf der Oberfläche der Muskulatur zu liegen; ferner sollen sie im Myolem quergestreifter Muskeln vorkommen. Es sind rhombische Kristalle. Aehnliche kristallinische Körper von etwas unregelmäßigerer Gestalt wurden von POUCHET auch in der Hypodermis der Krabben, besonders im Cephalothorax, den Abdominalringen und Schwanzplatten gefunden und „Cörulinkörner“ genannt. Bei *Astacus* sind diese Körner entweder um die Kerne der Hypodermiszellen gelagert oder in

runde oder längliche Zellen eingeschlossen, deren Kerne nach Entfärbung des Pigmentes durch Schwefelsäure sichtbar werden. Auch Lereboullet (49) erwähnt bei *Astacus* blaue runde Hypodermiszellen, ohne aber über die Struktur des Farbstoffes Angaben zu machen. *Palaemon* hat nach Pouchet (75) keine Cörulinkörner. Die Anwesenheit von blauem Pigment in den Chromatophoren von *Hippolyte* haben Keeble und Gamble (39, 41, 43) mehrfach beschrieben, und zwar findet es sich zur Nachtzeit in einzelnen Fortsätzen der roten Chromatophoren als ein körniges Fett. Bei grün und braun gefärbten Hippolyten ist aber auch in den polychromen Chromatophoren ein blaues Tagpigment vorhanden, welches von der roten und gelben Substanz vollkommen getrennt ist und in seinen Bewegungen gänzlich unabhängig vom roten Pigment ist, es ist unempfindlich gegen Licht und bleibt dauernd expandiert. Ferner entspringen bei *Hippolyte* aus Zweigen, die rotes Pigment enthalten, kleine mit blauem Pigment erfüllte Bläschen. Bei *Palaemon* = *Leander* wurde in den Chromatophoren neben rotem und gelbem auch blaues Pigment von Keeble und Gamble (43), sowie von Doflein (14) beobachtet, so daß Pouchets Angabe, *Palaemon* enthalte kein blaues Pigment innerhalb der Chromatophoren, entschieden unrichtig ist. Nach Doflein (14) ist bei *Leander treillanus* sehr selten blaues Pigment in den Chromatophoren erkennbar, aber hin und wieder finden sich einzelne blaue Chromorhizen von plumper Gestalt, dagegen ist bei *Leander xiphias* das blaue Pigment häufiger innerhalb der Chromatophoren in Form eines feinen Pulvers zu finden.

Eine andere Modifikation des blauen Farbstoffes, welche hauptsächlich bei *Palaemon* von Pouchet (75) und Doflein (14) beobachtet wurde, kommt in Tropfen und Schollen von verschiedener Größe außerhalb der Chromatophoren im Gewebe vor. Endlich ist ein diffuses Pigment gelöst in der Schale und der Hypodermis vorhanden, das bei *Homarus*, *Astacus*, *Palaemon*, *Hippolyte*, *Carcinus* beobachtet worden ist. Obgleich *Macromysis* und andere Mysiden kein blaues Pigment in den Chromatophoren besitzen, so nimmt das Tier in seinen Geweben eine diffuse blaue Nachtfärbung an (Keeble und Gamble, 41). Zu welcher Art von blauem Pigment die vielfachen blauen Färbungen der Daphniden gehören, ist leider aus Weismanns Darstellung nicht ersichtlich.

Das blaue Pigment fehlt vollkommen bei *Idotea* (Matzdorff, 56) und bei *Crangon* (Pouchet, 76). Als eine weitere Ausnahme sei hier erwähnt, daß Degner (11) bei *Pandalus* unter keinen Umständen blaues Pigment beobachtete.

Die Menge des blauen Farbstoffes ist keine konstante, sondern sie erleidet unter bestimmten Verhältnissen wesentliche Schwankungen. Es fehlt in jungen, sonst normal gebildeten Chromatophoren von *Hippolyte* vollständig, aber es erscheint bald nachdem das rote Pigment sich zu bewegen anfängt (Keeble und Gamble, 43), ferner tritt blaues Pigment bei jungen Tieren erst auf, nachdem sie einige Tage in Gefangenschaft gehalten oder starken Lichtintensitäten ausgesetzt worden sind (Keeble und Gamble, 41). Daß die Häutung einen Einfluß auf die Menge des blauen Pigmentes hat, ist vielfach nebenbei erwähnt worden, ich führe hier nur Pouchets Beobachtung (76) an, daß bei *Homarus* nach der Häutung die Blaufärbung weniger deutlich und weniger häufig ist als sonst. Dagegen durchtränkt bei sich häutenden Palämonen die blaue Färbung gleichmäßig die Gewebe. Nach Weismanns Untersuchungen an Daphnien (96) zeigen diese Tiere, insbesondere die Weibchen, zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung nicht nur im allgemeinen lebhaftere Färbung, sondern auch intensivere Blaufärbung. Weismann deutet diese Färbungen als sexuelle Schmuckfarben,

obgleich er selbst anführt, daß Daphnien im Sommer rot, im Herbst blau erscheinen. Allerdings fällt die Geschlechtsperiode in die kältere Jahreszeit. Trotzdem kann ich WEISMANN nicht beipflichten, denn gegen diese anthropomorphistische Auffassung lassen sich zu schwerwiegende Einwände geltend machen. So führt WEISMANN unter anderem selbst an, daß die Siden des Alpsees bei Immenstadt blau sind, während jene des Bodensees rote Färbung aufweisen. Hier liegt doch die Vermutung sehr nahe, daß die Blaufärbung im hochgelegenen Alpsee durch die niedrigere Wassertemperatur als im Bodensee bedingt ist. Dafür spricht auch die Beobachtung von KEEBLE und GAMBLE (43), daß *Hippolyte* im Winter intensiver blau gefärbt ist als im Sommer, welcher Farbenunterschied von den englischen Autoren auf die geringere Lichtintensität im Winter zurückgeführt wird. Ich will den Einfluß der Lichtintensität für die Blaufärbung nicht leugnen, ebensowenig etwaige Stoffwechseleinflüsse zur Zeit der Geschlechtsperiode, zumal wir sehen werden, daß der Gesamtstoffwechsel von hervorragender Bedeutung für die blaue Nachtfärbung ist, aber ganz entschieden muß ich mich gegen die Deutung WEISMANNS aussprechen, weil sie einmal mit ästhetischen Urteilen der Daphnien rechnet und andererseits keine Erklärung für das Zustandekommen der Blaufärbung gibt.

Die auffallendste Schwankung in der Menge des blauen Farbstoffes wird aber durch die bei einigen Crustaceen vorhandene periodische Nachtfärbung hervorgebracht (KEEBLE und GAMBLE, 39, 41; BAUER, 2; MEGUŠAR, 59), wobei bei *Hippolyte*, wie auch bei anderen Crustaceen das blaue Pigment sich nicht in bestimmten Bahnen verbreitet. Bei *Hippolyte* bildet der blaue Farbstoff manchmal einen feinen Schleier oder ein zartes Netzwerk, manchmal klumpenförmige Anhäufungen, die einige Zeit bestehen bleiben, selbst wenn die Tagfärbung wieder beginnt, so daß dann *Hippolyte* blaue Flecken zeigt. Die Mysiden dagegen zeigen zur Nachtzeit ein feines blaues Netzwerk, das alle Organe durchsetzt. Manchmal kann bei *Hippolyte* auch während des Tages das blaue Pigment ausgebreitet sein. Da das blaue Pigment also unter sehr verschiedenen Belichtungsbedingungen expandiert ist, so geht daraus hervor, daß seine Expansion nicht durch das Licht hervorgebracht wird. Weil nun die nächtliche Blaufärbung bei einer vollkommenen Retraktion des roten und gelben Pigmentes eintritt, so lag es nahe, eine kausale Verknüpfung zwischen der Blaufärbung und der Retraktion der roten und gelben Chromatophoren anzunehmen, zumal POUCHET (75, 76) schon längst entsprechende Beobachtungen angestellt hatte. KEEBLE und GAMBLE erblicken in dem blauen Pigment ein Derivat des gelben und roten Farbstoffes, das von den Chromatophoren periodisch ausgeschieden wird und dann im Tierkörper, der allmählichen Zerstörung anheimfällt, so daß es sich trotz der regelmäßigen Ausscheidung nicht im Körper anhäuft. Diese nächtliche Ausscheidung des blauen Farbstoffes weist auf große Stoffwechselveränderungen innerhalb der Chromatophorenzentren während der Nachtzeit hin. Es ist im Hinblick auf diese Annahme von großer Wichtigkeit, daß es den englischen Forschern gelang, an *Hippolyte* und Mysiden eine periodische Aenderung der Gewebsreaktion nachzuweisen, indem die Leber und Muskeln zur Nachtzeit große Mengen Säure pro-

duzieren, die während des Tages wieder verschwinden. Damit ist natürlich die Art der Umwandlung des roten und gelben Pigmentes in blaues oder dessen Bildung noch keineswegs chemisch erklärt, denn Keeble und Gamble lassen die Frage, ob das blaue Pigment vom roten abstamme, bis zu einem gewissen Grade noch offen. Daß das blaue Pigment in der Tat ein sehr labiler Körper ist, kann aber keinem Zweifel unterliegen, es verschwindet, wenn man die Tiere höheren Temperaturen (60°) aussetzt, was in Anbetracht der vorhin erwähnten Temperatureinflüsse auf die Blaufärbung der Daphnien nicht unwesentlich erscheint. Ferner hat Bauer (2) gezeigt, daß das Blau im Licht zerstört wird, wobei in den verschiedenen Körperregionen das Blau zu verschiedenen Zeiten schwindet, an den tiefer gelegenen oder verdeckten Chromatophoren später als an den oberflächlichen. Auch die Anhäufung des blauen Farbstoffes in der Dunkelheit, sowie im Winter wurde von Bauer an *Leander* beobachtet, ferner hat Megušar (59) bei *Gelasimus*, *Potamobius* (*Astacus*), *Palaemonetes* sowie *Palaemon* das Verschwinden des blauen Pigmentes bei Beleuchtung gesehen. Pouchet (75, 76) hat zuerst das Auftreten des blauen Pigmentes mit der Expansion und nachfolgenden Retraktion der roten Chromatophoren in Verbindung gebracht; das blaue Pigment erscheint bei *Palaemon* nur dann, wenn das Tier vom positiven, d. h. rotgefärbten Zustand infolge der Expansion der roten Chromatophoren, in den negativen Zustand, den ungefärbten mit retrahierten Chromatophoren übergeht, dagegen tritt keine Blaufärbung auf, wenn das Tier vom negativen Zustand in den positiven übergeht. Die Blaufärbung kann 6—7 Stunden nach der Retraktion des roten Pigmentes bestehen bleiben und verschwindet dann. Das blaue Pigment tritt, wenn rote und gelbe Chromatophoren nebeneinander liegen nur in der Umgebung der roten Chromatophoren auf, so daß Pouchet dasselbe als ein Umwandlungsprodukt, eine Oxydationsstufe oder wenigstens eine einfachere Stufe des roten ansieht. Nach Pouchet bestehen diese Beziehungen zwischen rotem und blauem Pigment auch bei *Homarus*. An *Leander* hat neuerdings Bauer (2) die nahen topographischen Beziehungen zwischen dem blauen Farbstoff und roten und gelben Chromatophorenästen beobachtet, aber er sieht das blaue Pigment nicht als ein Umwandlungsprodukt des roten an, wie später erörtert werden wird.

Es erübrigt, noch das chemische Verhalten des blauen Pigmentes zu besprechen. Alle Autoren heben die Unbeständigkeit des blauen Pigmentes hervor, das durch Säureeinwirkung, Alkohol und Hitze rot gefärbt wird (Focillon, 15; Lereboullet, 49; Pouchet, 75, 76; Heim, 29; Newbigin, 69), dagegen konserviert sich die Blaufärbung in Kohlenstofftetrachlorid, sowie in Zuckerlösung; auch die Cörulinkörner werden in Hexachloräthan konserviert (Pouchet, 75, 76), ein anderes Konservierungsmittel ist Formaldehyd (Keeble und Gamble, 43). Heim (29) gelang es, das blaue Pigment aus der Hypodermis von *Astacus* und *Homarus* durch Wasserextraktion mit Zusatz von Glyzerin zu konservieren, während Glycerin allein die Cörulinkörner entfärben und binnen 24 Stunden zerstören soll (Pouchet, 76); Schwefelkohlenstoff verändert das blaue Pigment von *Astacus* nicht, während es jenes von *Homarus* rot färbt, wie denn überhaupt die blauen Pigmente der beiden Arten durch kleine Reaktionsver-

schiedenheiten sich unterscheiden (HEIM, 29), so daß man annehmen kann, es seien chemisch verschiedene Individuen als blaue Pigmente vorhanden. Unbeständig blaue Lösungen extrahierte NEWBIGIN (69) aus Crustaceenschalen und der Hypodermis durch folgende Reagentien: verdünnte Salzsäure, verdünnte Ammoniak- oder Ammoniumchloridlösung, aber diese Farbstofflösungen werden durch Säurezusatz oder Erwärmen rot; Alkohol, Aether, Chloroform, Phenol, Thymol bewirken sämtlich Rotfärbung der Lösungen (POUCHET, 75; HEIM, 29; NEWBIGIN, 69). Nach NEWBIGIN wirken auch alle reduzierenden Substanzen zerstörend auf die blauen Lösungen, nur Wasserstoffsuperoxyd soll sie nicht verändern. NEWBIGIN hat auch eine Reihe von Niederschlägen des Farbstoffes hergestellt, welche durch Alkohol und Aether in eine rote Farbe verwandelt werden, die alle Reaktionen des Crustaceorubins gibt.

Man könnte nun namentlich mit Rücksicht auf die Angaben POUCHETS glauben, der blaue Farbstoff sei mit dem bei Avertebraten sehr verbreiteten Hämocyanin identisch, das FREDERICQ (siehe Cephalopoden) zuerst im Blute von *Octopus* und KRUKENBERG im Blute vieler Crustaceen gefunden hat. Doch ist dieser Schluß nicht zulässig, weil eine Umwandlung von Hämocyanin in Lutein durch kein Reagens möglich ist, während das rote Crustaceenpigment nach HEIM (29) mit aller Bestimmtheit zu den Luteinen gerechnet werden muß, so daß HEIM diesen blauen Farbstoff als ein Luteogen ansieht, das leicht in ein Lutein (rot) verwandelt wird; die Umwandlung selbst soll durch Dehydradation erfolgen. Schon KRUKENBERG zählte den blauen Farbstoff zu den Lipochromogenen, welche er als Verbindungen der Lipochrome auffaßt. Zu ganz analogen Schlüssen kommt auch NEWBIGIN (69), die das blaue Pigment als eine Verbindung des roten Pigmentes mit einer sehr unbeständigen Substanz ansieht, es scheint eine Verbindung einer komplizierten organischen Base mit einem Lipochrom zu sein, so daß es dieser Farbstoffklasse zuzuzählen ist.

Die anderen bei den Crustaceen vorkommenden Pigmente haben nicht die augenfällige Bedeutung wie die vorher besprochenen und sind deshalb von den verschiedenen Forschern weniger eingehend studiert worden, wir können daher in Kürze berichten, welche Angaben in der Literatur vorliegen.

Die schwarzen und braunen Pigmente sind bei den Crustaceen keine Seltenheit, sie zeigen sich nach ihrem chemischen Verhalten zur Gruppe der Melanine gehörig (POUCHET, 74; HEIM, 29). Speziell das braune Pigment der Mysiden ist von KEEBLE und GAMBLE (41) etwas genauer untersucht worden; es ist in Alkohol löslich und wird durch oxydierende Substanzen, wie z. B. Chlor, in Rot verwandelt und endlich ganz entfärbt. POUCHET (74) gibt ganz allgemein an, daß das schwarze Crustaceenpigment in konzentrierter Schwefelsäure unlöslich ist.

In der Mehrzahl der Fälle ist braunes Pigment in verschiedenen Nuancen vorhanden, rein schwarze Chromatophoren werden erwähnt von P. MAYER (58) bei Caprelliden, sowie von POUCHET (76) bei *Bopyrus palaemonis* erwähnt; ferner hat *Portunus pusillus* während des Zoeastadiums schwarzes Pigment, das später einem braunen und roten Platz macht (KEEBLE und GAMBLE, 41). Braune Pigmente werden beschrieben bei Daphniden (WEISMANN, 96), bei Caprelliden

(Pouchet, 76; P. Mayer. 58), bei *Idotea* (Matzdorff, 56; Bauer, 1), bei *Phronima* (Minkiewicz, 63), bei Mysiden (Keeble und Gamble, 41), bei *Leander* (Doflein, 14), *Carcinus* (Keeble und Gamble, 41). Das Pigment ist sehr fein, in Körnchenform, in den verzweigten Chromatophoren verteilt, welche verschieden gelagert sind und ihre Fortsätze weit in die oberflächlichen Gewebsschichten und auch in die tieferen Gewebe bis in die Muskeln erstrecken können, wie es bei *Hippolyte* der Fall ist. Manchmal zeigen die dunklen Chromatophoren ein höchst merkwürdiges Verhalten ihrer Verzweigungen. Nach Beobachtungen von Matzdorff (56) an *Idotea* sind die dunklen Chromatophoren an den Stellen, wo sie helle Flecke begrenzen, nur auf der von den hellen Flecken abliegenden Seite mit Verzweigungen versehen, so daß dadurch eine scharfe Grenze der hellen Flecken zustandekommt.

Noch weniger erforscht ist das violette Pigment, das bei Daphniden (Weismann, 96), *Phronima* (Minkiewicz, 63) und *Crangon* (Pouchet, 76; Keeble und Gamble, 43) in den Chromatophoren beobachtet wurde. Von ihm ist nur durch Pouchet (76) ein Antagonismus der gelben und violetten Chromatophoren bekannt geworden, indem auf gleichem Untergrund bald die gelben, bald die violetten Chromatophoren expandiert oder retrahiert sein können.

Als letzte Kategorie von Chromatophoren begegnen uns solche, die einen weißen Farbstoff enthalten, der entweder allein in einer Chromatophore oder mit anderen Farbstoffen gemischt vorhanden sein kann. Auch die weißen Chromatophoren lassen Expansion und Retraktion des Farbstoffes erkennen.

Weiße Chromatophoren sind bei *Caprella grandimana* (Mayer, 58), *Idotea* (Matzdorff, 56; Bauer, 1), *Macromysis flexuosa* (Keeble und Gamble, 39, 41; Degner, 11) und bei *Leander treillanus* und *xiphias* (Doflein, 14; Degner, 11; Bauer, 2; Megušar, 59) beobachtet worden. Besonders bei *Leander* ist das weiße Pigment sehr stark lichtbrechend, so daß Doflein es zunächst für Kalk hielt; im auffallenden Licht erscheint es silberweiß, im durchfallenden mehr oder weniger dunkel. Es ist eine einfachbrechende Substanz, deren chemisches Verhalten noch gänzlich unbekannt ist. Erwähnt soll noch werden, daß die Chromorhizen der weißen Chromatophoren nicht die fibrilläre Längsstreifung zeigen, welche die andersfarbigen aufweisen. *Stenorhynchus phalangium* besitzt nach Degner (11) nur weiß pigmentierte Chromatophoren. Endlich soll noch erwähnt werden, daß es bei Trichonisciden, welche Höhlenbewohner sind, echte Chromatophoren ohne jegliches Pigment gibt, so bei *Trichoniscus Leydigii* und anderen, woraus Weber (95) den direkten Einfluß des Lichtes auf die Bildung der Pigmente erschließt.

In den voranstehenden Ausführungen war des öfteren die Rede von Oeltropfen und fettartigen Farbstoffen. Die neueren Untersuchungen (Keeble und Gamble) haben nun gezeigt, daß das Fett wenigstens bei vielen Crustaceen ein sehr wesentlicher Bestandteil der Chromatophoren ist, dem eine große biologische Bedeutung zukommt, so daß wir das Verhalten des Fettes in den Chromatophoren eingehender zu besprechen genötigt sind. Zuerst hat Weber (95) bei *Trichoniscus roseus* einen ölartigen roten Farbstoff gefunden, der das Matrixgewebe der Hypodermis ganz diffus erfüllt, welcher aber von einigen Zellen aufgenommen wird und sich in den Zellen zu rot gefärbten Fetttropfen umbildet. Diese Farbstoffablagerungen, welche dem Fett angehören, sind von dem eigentlichen

Pigment scharf zu trennen, denn das eigentliche rote Pigment wird von Kalilauge nicht angegriffen, während das Fett entfärbt wird und verschwindet, offenbar verseift wird. Gelbe Oeltropfen wurden von MATZDORFF (56) bei *Idotea* beobachtet. Aber erst KEEBLE und GAMBLE (39, 42, 43) haben die Bedeutung des Fettes in den Chromatophoren bei *Hippolyte* näher studiert. In diesen Pigmentzellen kommt Oel oder Fett in großer Menge vor, es ist nicht mit dem Pigment vermischt, sondern ist in bestimmten Abteilungen der komplexen Chromatophoren vorhanden; denn die Teile der Chromatophoren, welche das eigentliche Pigment enthalten, geben keine Fettreaktion. Wenn das Fett aus den Zellen verschwunden ist, dann erscheinen die früher fetthaltigen Teile der Chromatophore als Vakuolen. Das Fett selbst ist ebenso beweglich wie die eigentlichen Pigmente, es ist bald im Zentrum der Chromatophore konzentriert, bald findet es sich in den Zweigen, woselbst es ein feines Netzwerk bildet oder punktförmige Anhäufungen in den feinen Endigungen der Chromatophoren. Die Bewegungen des Fettes werden ebenso wie die des Pigmentes vom Licht hervorgerufen. Bei Belichtung bewegt sich das Fett vom Zentrum nach der Peripherie der Zelle (Fig. 37—40).

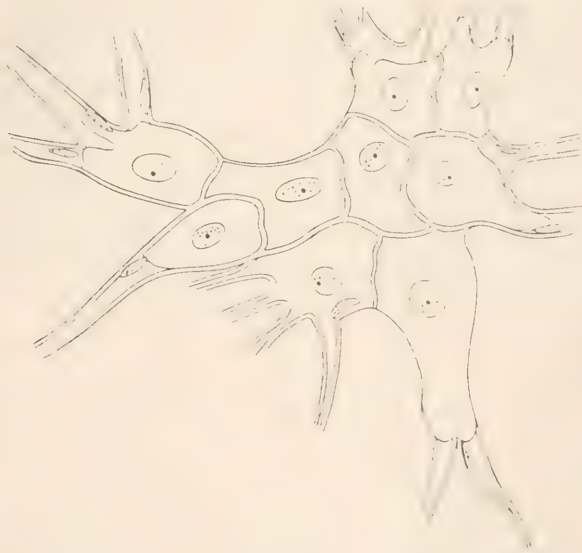


Fig. 37. *Crangon vulgaris*. Chromatophore. Pigment weggelassen. (Nach KEEBLE und GAMBLE.)

Die englischen Forscher legten sich die Frage vor, ob das Fett auf photosynthetischem Wege gebildet werde. Ein solcher Prozeß wäre wohl denkbar, da nach KEEELE und GAMBLE die Pigmente der Crustaceen auch Karotin enthalten, das nach den Untersuchungen von KOHL (45) eine beschränkte Photosynthese auszuüben vermag. Zur Klärung dieser Frage stellten die Autoren folgende Versuche an. Es wurden Hippolyten im Dunkeln gehalten, ein Teil hungerte, der andere Teil wurde gefüttert. Bei den ver-

hungerten Tieren verschwindet das Fett aus den Chromatophoren vollständig; die Zeit, welche hierzu erforderlich ist, ist verschieden, je nach dem Alter und Ernährungszustand des Tieres, manchmal genügen 4—8 Tage hierzu, in anderen Fällen ist selbst nach 14-tägigem Hungern noch nicht alles Fett verschwunden. Außerdem verlieren nicht alle Chromatophoren zu gleicher Zeit ihr Fett, zuerst werden die des Carpax fettfrei, zuletzt die des Telson und der Antennen. In der Dunkelheit hungernde Tiere zeigen nun einen erheblich bedeutenderen Fettverlust als die im Lichte hungernden Kontrolltiere, ja, bei den Dunkeltieren kann das Fett nach 6 Tagen schon vollständig ge-

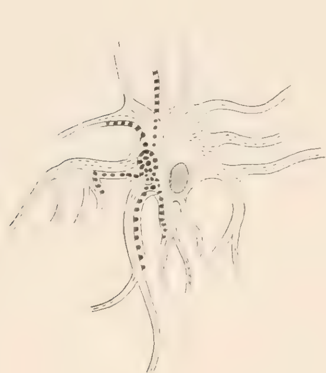


Fig. 38.

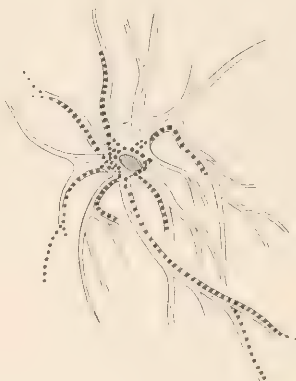


Fig. 39.

Fig. 38 und 39. *Hippolyte varians.* Bewegung des farblosen Fettes in das Zentrum der Chromatophore. Das gelbe Pigment durch die dünnen Striche angedeutet, das rote schraffiert, Fett stark punktiert. Das Fett ist in den Zellen enthalten, die auch das blaue Tagespigment enthalten. (Nach Keeble und Gamble.)

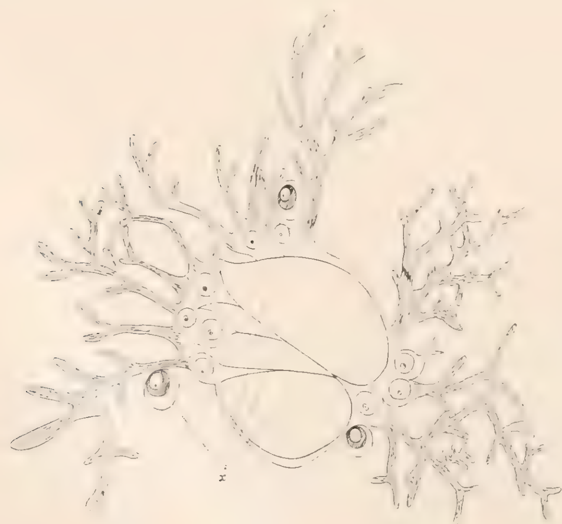


Fig. 40. *Hippolyte varians.* Fettfreie Chromatophore nnd Zerstörung des Pigmentes nach achttägigem Hungern im Dunkeln. *x* leere Räume nach Zerstörung des Fettes. (Nach Keeble und Gamble.)

schwunden sein, während die Lichttiere noch erhebliche Fettmengen in ihren Chromatophoren aufweisen. Wenn nun die Tiere nach 6-tägigem Hungern im Dunkeln am 7. Tage ohne Futter ungefähr 7 Stunden dem Lichte ausgesetzt werden, so ist in den Chromatophoren eine mehr oder minder reichliche Menge Fett vorhanden. Dagegen hat bei Tieren, welche nach einer sehr langen Hungerperiode im Dunkeln ungefüttert dem Lichte ausgesetzt wurden, nur eine sehr geringe Fettablagerung in den Chromatophoren stattgefunden, aber bei diesen Tieren war auch das Pigment in der Hungerperiode fast vollständig geschwunden. Dagegen zeigen ständig gefütterte Tiere nach 6-tägiger Dunkelperiode eine große Menge von Fett in den Chromatophoren. Diesen Einwand gegen die photosynthetische Entstehung des Fettes in den Chromatophoren suchen die englischen Autoren dadurch abzuschwächen, daß sie zu einer Hilfshypothese Zuflucht nehmen, indem sie erklären, daß dieses Fett der Chromatophoren nicht aus dem Futter zu stammen braucht, sondern jenes Fett sein kann, welches in den Chromatophoren vor dem Beginn des Dunkelversuchs vorhanden war und während der Dunkelperiode nicht aufgebraucht worden ist. Jedenfalls scheinen mir diese Versuche durchaus nicht hinreichend, um die photosynthetische Entstehung des Fettes in den Chromatophoren zu beweisen. Denn selbst die Beobachtung, daß an vorher im Dunkeln hungernden Tieren im Licht Fett auftritt, läßt viele Einwände zu. Denn es ist die Frage, ob wirklich während der Hungerperiode alles Fett aus den Chromatophoren bei diesen Tieren verschwunden war, da ja das Schwinden des Fettes bei verschiedenen Tieren verschiedene Zeiten beansprucht. Aber selbst zugegeben, daß alles Fett aus den Chromatophoren beim Hungern im Dunkeln geschwunden war, so konnte doch das bei Belichtung in ihnen aufgefundene Fett aus anderen Organen stammen oder durch die im Licht geänderten Stoffwechselprozesse ohne Photosynthese gebildet worden sein und sekundär erst in den Chromatophoren zur Ablagerung gelangt sein. Es ist gewiß ein großes Verdienst KEEBLES und GAMBLES, diese interessanten Fragen aufgerollt zu haben, aber eine genauere Untersuchung ist zur Entscheidung unbedingt noch notwendig. Bis dahin muß die photosynthetische Entstehung des Fettes in den Chromatophoren noch als unentschieden, wenn auch als möglich gelten.

Wie begründet die vorstehenden Bedenken gegen eine photosynthetische Entstehung des Fettes sind, zeigen nun die neuen Untersuchungen BAUERS (2), welche ich hier nachträglich einfüge[1]).

BAUER (2) fand an *Leander*, daß mit dem Verschwinden des blauen Farbstoffes eine Anhäufung von feinen Fetttröpfchen im peripheren Hautnetz Hand in Hand geht. „Am frühen Morgen erscheint dieses Netz als ein klares Maschenwerk, in dem mit der Einwirkung des Lichtes allmählich zunehmend Fett in feinverteilter Form auftritt. Gegen Mittag sind die Maschen so von Fett erfüllt, daß sie bei Osmiumbehandlung als ein schwarzes Netz auf hellem Grunde erscheinen. Gegen Abend endlich ergreift die Fettinfiltration auch die tiefer gelegenen Hautmaschen (Fig. 41).

1) Das Kapitel Crustaceen hatte ich bereits im Sommer 1911 fertig geschrieben, die späteren Arbeiten sind nachträglich eingefügt worden.

Mit dem Eintreten der Nacht werden die Hautmaschen wieder fettfrei, indem wahrscheinlich die Tröpfchen aus den intercellulären Lücken in die Hautzellen selbst eindringen." Beim Hungern nimmt das Hautfett bis zu gänzlichem Verschwinden ab und tritt nach reichlicher Fütterung wieder auf. Daß der blaue Farbstoff ein Uebergangsprodukt des aus den Resorptionszellen mobilisierten Fettes auf dem Wege zur Ablagerung als Körperfett zu sein scheint, zeigen Stellen mit ungleichmäßiger Verteilung des blauen Farbstoffes. Wenn der blaue Farbstoff nur an einzelnen durch Zwischenräume getrennten Bezirken auftritt, so finden sich die Fetttröpfchen dann nur an jenen Stellen, die vorher den blauen Farbstoff enthielten, während die farbstofffreien Stellen auch fettfrei bleiben. Auch bei hungernden Tieren zeigen sich die Beziehungen zwischen blauem Farbstoff und



Fig. 41. *Leander serratus.* Zunahme des Fettes in den intercellulären Hautmaschen im Laufe des Tages. a 8 Uhr morgens Maschenwerk hell, fettfrei; b 11 Uhr vormittags mäßige Fettmengen in den Hautmaschen; c 3 Uhr 30 Minuten nachmittags viel Fett in den Maschen, linke Hälfte hohe Einstellung des Mikroskopes, rechts tiefe Einstellung. (Nach Bauer.)

Fett, indem an hungernden Tieren der blaue Farbstoff verschwindet, ebenso nimmt der Fettgehalt der Hautepithelzellen ab, bis sie allmählich ganz fettfrei werden.

Die Rolle, welche die Chromatophoren bei der Ueberführung der blauen Substanz in Fett spielen, ist die eines Farbfilters, indem das gelbe Pigment die für die blaue Substanz vorwiegend wirksamen Strahlen allein durchläßt, während das rote Pigment deren Wirkung abschwächt. Die Pigmentverteilung (Expansion und Retraktion) wird durch die Intensität der Beleuchtung vom Auge aus reguliert, so daß dadurch der Farbstoffwechsel geregelt wird. Eine Fettsynthese innerhalb der Chromatophoren bestreitet Bauer, obwohl auch er zugibt, daß der blaue Farbstoff in Form von Klumpen in den Chromatophoren selbst gefunden werden kann. Es läßt sich auch auf Grund der Bauerschen Anschauung verstehen, daß bewegliches Fett in den Chromatophoren gefunden wird, da bei genügender Beleuchtung auch der blaue Farbstoff innerhalb der Chromatophoren in Fett umgewandelt wird.

D. Die Pigmentverschiebungen innerhalb der Chromatophoren.

Wir wenden uns nun den Bewegungen des Pigmentes zu, wobei die Frage nach den Triebkräften der Pigmentverschiebungen diskutiert werden muß. Vor allem haben wir die Frage zu beantworten, sind die Chromatophoren der Crustaceen amöboide Zellen mit einer eigenen Motilität, oder sind die Zellen selbst in ihrer Form insofern unveränderliche Gebilde, daß ihnen eine aktive Beweglichkeit fehlt? Zunächst soll das Beobachtungsmaterial aufgeführt werden.

Die Formänderungen, die das mikroskopische Bild der Chromatophoren je nach dem Expansionszustande des Pigmentes aufweisen kann, wechseln von punktförmigen, runden oder unregelmäßig begrenzten kleinen Flecken bis zu reich verzweigten Gebilden, deren Fortsätze mit denen benachbarter Zellen so innig verschmolzen sind, daß eine Diskontinuität nicht sichtbar ist. Verschiedene Expansionsphasen sind von Matzdorff (56), sowie Bauer (1) bei *Idotea* abgebildet worden (Fig. 42—44), doch sind die extremsten Expansionen seltener, meist sind mittlere Grade zu beobachten. Die Zahl und Form der Ausläufer ist verschieden, die Aeste können, wie bereits erwähnt, an einer Seite sehr reich entwickelt sein, während sie an der anderen Seite ganz fehlen oder nur spärlich sind. Die Ausläufer können sich sogar bis in die Epidermis erstrecken, obwohl die Pigmentzellen den tieferen Lagen der Hypodermis angehören, ebenso können auch tiefer gelegene Gebilde wie die Muskeln von ihnen noch umsponnen werden. Die Schnelligkeit, mit der die Formveränderung vor sich geht, ist eine ziemlich große, wenn auch bei verschiedenen Tieren sehr verschieden. Sie wurde zuerst von Sars (86) an *Mysis flexuosa* beobachtet. Nach Matzdorff (56) soll die Dauer der Expansion und Retraktion der Chromatophoren gleich lang sein, doch ist die Geschwindigkeit, mit der die verschieden gefärbten Chromatophoren desselben Tieres ihre Expansion und Retraktion ausführen, sehr verschieden. So sollen nach Matzdorff (56) die weißen Chromatophoren von *Idotea* wesentlich langsamer als die dunklen reagieren, obgleich auch die weißen vom Zustande stärkster Retraktion in den stärkster Expansion übergehen können. Doflein (14) hat bei *Leander* die Pigmentverschiebung mikroskopisch verfolgen können, doch war sie an diesem Objekt niemals rasch.

Bei der Expansion ändert sich nicht nur das Aussehen der Zelle derart, daß die früher nicht sichtbaren Aeste hervortreten, sondern auch die Konfiguration des Pigmentes selbst weist Veränderungen auf (Keeble und Gamble, 43). Die Pigmente bilden bald feine Körnchen in den Zweigen der Chromatophoren und lassen die Mitte der Zellen frei, oder sie ziehen sich zu einzelnen voneinander getrennten Schollen in den Chromatophorenzentren zusammen, wobei die verschiedenen Pigmente ihre eigene Art der Bewegung aufweisen und auf einen gegebenen Reiz verschieden reagieren. Während der Expansion strömt das Endoplasma, welches das Pigment enthält, von den zentralen Zellen in die Zweige aus, bei der Retraktion kehrt sich die Richtung der Strömung um, dabei können beim Rückströmen des Pigmentes in das Zentrum einzelne Farbstoffkörnchen in

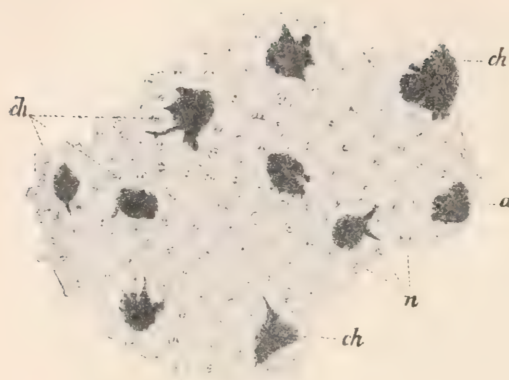


Fig. 42.



Fig. 44.

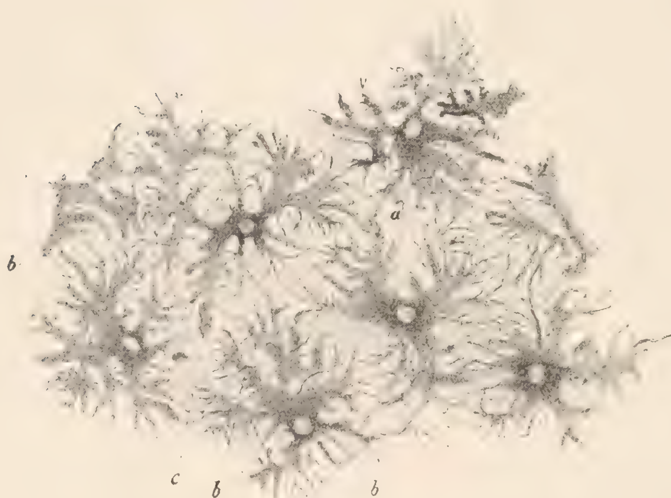


Fig. 43.

Fig. 42. *Idotea tricuspidata.* Hautstück mit Chromatophoren. *ch* geballte Chromatophoren, *a* maximale Ballung, *n* Kerne der Hypodermis. (Nach Matzdorff.)

Fig. 43. *Idotea tricuspidata.* Expandierte Chromatophoren, bei denen sich die Ausläufer berühren. *a* Verschmelzungspunkt zweier Ausläufer, *b* Ausläufer über anderen Teilen der Chromatophoren gelegen, *c* ein zwischen Chromatophoren gelegener Ausläufer. (Nach Matzdorff.)

Fig. 44. *Idotea tricuspidata.* Maximal expandierte Chromatophore. *n* Zellkern. (Nach Matzdorff.)

den sonst von Pigment leer gewordenen Zweigen haften bleiben. Solche Pigmentströmungen konnten von Gamble und Keeble (23) auch noch nach dem Tode des Tieres beobachtet werden.

Außerordentlich sorgfältig hat Degner (11) die Pigmentverschiebungen an den einzelnen Chromorhizen untersucht. Von der zentralen Pigmentmasse rücken einzelne Pigmentkörner in die Chromorhizen ein, an denen nun die Achsenstränge deutlich hervortreten. Die Pigmentkörner wandern erst einzeln, dann zu mehreren hinter-



Fig. 45.



Fig. 46.

Fig. 45. Stück einer Chromorhize mit strömenden Pigmentkörnchen. Die großen Pfeile geben die allgemeine Richtung der Strömung an, die kleinen die einzelner Körnchenreihen. (Nach DEGNER.)

Fig. 46. Endplatte einer Chromatophore vom Augenstiel. Die Pfeile geben die Bewegungsrichtung der Körnchen an. (Nach DEGNER.)

einander, schließlich in langen, fast ununterbrochenen Reihen, sich streng an die Achsenstränge haltend (Fig. 45). Dabei ist aber die Bewegung an den verschiedenen Stellen der Chromorhize sehr verschieden. „Einzelne Reihen gleiten lebhafter als dicht benachbarte, sie überholen sie bedeutend, bis ihre Schnelligkeit plötzlich ohne sichtbaren Grund sich verlangsamt; dann geraten sie ins Stocken, bleiben stehen, rücken wieder vor.“ Auch noch viele andere Veränderungen der Geschwindigkeit des Vorrückens der Pigmentkörner wurden beobachtet. Ja, an einzelnen Stellen kommt es sogar zu rückläufigen Bewegungen. Die Achsenstränge scheinen die Bewegungen zu beschleunigen. In den Endverbreiterungen der Chromorhizen werden die Bewegungen der Pigmentkörnchen vollkommen ungerichtet, wie aus den Pfeilen der Fig. 46 zu ersehen ist. Auf Grund dieser Beobachtungen kommt DEGNER zu dem Resultat, daß bei der Expansion der Chromatophore nur eine Pigmentverschiebung, aber keine amöboide Bewegung vorhanden ist.

Die Kräfte, welche eine solche Aenderung der Pigmentverteilung bewirken können, können sehr verschieden

sein. Zuerst dachte man an eine Gestaltsveränderung der Zelle selbst, die nach Art der Amöben Pseudopodien auszusenden vermag, wie Pouchet (76) annahm, welcher sowohl die Expansion als auch die Retraktion als aktive Vorgänge ansieht. Ihm schließt sich auch Matzdorff (56) an, der annimmt, daß die retrahierte Form der Chromatophoren den Ruhezustand und die Expansion die aktive Phase der Zelle darstelle. Die amöboide Natur der Zellen gehe vor allem daraus hervor, daß bei nacheinanderfolgenden Expansionen die Form der Zelle, Zahl und Anordnung ihrer Ausläufer verschieden sein können und niemals pigmentfreie Aeste gefunden worden sind. Die Zellen senden ihre Ausläufer nach der Seite des geringsten Widerstandes, ohne bestimmte Bahnen. Selbst wenn diese an *Idotea* erhobenen Befunde für dieses Tier allgemein zutreffen sollten, so können sie nicht auf andere Crustaceen übertragen werden, weil andere Forscher gerade gegenteilige Beobachtungen gemacht haben. Aber auch für *Idotea* kann aus den Matzdorffschen Beobachtungen noch kein Schluß auf die amöboide Natur der Zellen abgeleitet werden, denn welchen Beweis kann Matzdorff dafür erbringen, daß in den aufeinanderfolgenden Expansionen der Chromatophore die Intensität der Expansion immer die gleiche war, so daß nicht nur eine wechselnde Anzahl von Fortsätzen mit Pigment gefüllt wurden? Nur wenn es möglich wäre, bei einer sicher mehrmals hintereinander maximal expandierten Chromatophore verschiedene Anordnung der Verzweigungen zu zeigen, dann wäre dieser Schluß zulässig. Dieser Beweis ist bisher nicht erbracht worden und dürfte schwerlich zu erbringen sein. Neuerdings hat auch Minkiewicz (63) wiederum die amöboide Natur der Crustaceenchromatophoren auf Grund von Beobachtungen an *Phronima* verteidigt. Ja, er will sogar einen neuen Beweis dafür erbracht haben, der, wenn er zwingend wäre, allerdings für die embryonalen Chromatophoren einen Ortswechsel veranschaulichen würde, indem die Chromatophoren vom Orte ihrer Entstehung (der Magenfalte) längs den Nervenstämmen auswandern. Aber die Bilder, die Minkiewicz für diese aktive Wanderung der Chromatophoren als Beleg beibringt, können niemanden, außer Minkiewicz selbt, davon überzeugen, daß die Chromatophorenverteilung im sich entwickelnden Organismus durch aktive Wanderung der Chromatophoren erfolgt ist. Solange Minkiewicz oder irgendein Autor nicht direkt das Weiterkriechen an einer und derselben Chromatophore gesehen hat, kann die aktive Ortsveränderung der Chromatophoren nicht als erwiesen gelten; und dieser Beweis ist bisher noch nicht erbracht worden. Ich möchte noch erwähnen, daß Minkiewicz außerdem unabhängig von den amöboiden Bewegungen eine Bewegung der Pigmentkörnchen in der Zelle annimmt. Wenn wir also alles zusammenfassen, so müssen wir sagen: bisher ist kein bindender Beweis dafür erbracht worden, daß die Chromatophoren der Crustaceen amöboide Zellen sind.

Eine andere Erklärungsmöglichkeit könnte diskutiert werden im Hinblick auf die von Keeble und Gamble (41) gegebene Abbildung einer Chromatophore aus dem Telson von *Macromysis flexuosa* (Fig. 28). Man könnte die fibrillär gestreiften Fortsätze, welche sich mit einem kernhaltigen Teil an dem durch eine Membran abgegrenzten Teil des Chromatophorenkörpers ansetzen, für Muskeln halten, wie die

Radiärfasern der Cephalopodenchromatophoren. Eine solche Deutung dieser scheinbar cellulären Gebilde ist nicht a limine von der Hand zu weisen, denn man muß bedenken, welchen Aufwand an Arbeit es kostete, bis die muskuläre Natur der Radiärfasern sichergestellt wurde. Wir kennen bis heute keine einzige Tatsache, die für eine solche Deutung sprechen würde, außer einer gewissen morphologischen Aehnlichkeit, es sind niemals Formveränderungen dieser verzweigten Fortsätze beobachtet worden, welche einen Kontraktionsakt derselben wahrscheinlich machen, und endlich ist durch die Beobachtungen von Franz (18) über das Stäbeskelett und von Degner (11) über die Achsenfäden eine andere Erklärung der fibrillären Struktur möglich, als daß wir sie auf eine kontraktile Substanz beziehen müßten, wozu ja überhaupt das Vorhandensein fibrillärer Strukturen kein genügender Grund ist. Alles in allem ist die Möglichkeit, daß Muskelkräfte bei dem Expansions- und Kontraktionsakt der Crustaceenchromatophoren im Spiel sein könnten, höchst unwahrscheinlich, ja so gut wie ausgeschlossen.

Es bleibt uns nur noch eine dritte Möglichkeit übrig, die Pigmentbewegung zu erklären, nämlich die, daß das Pigment sich in präformierten Bahnen bewegt infolge von Plasmaströmungen, welche in der Zelle auf eine, wenn auch noch nicht näher gekannte, Weise erzeugt werden. Welche Beobachtungen lassen sich nun für diese Annahme anführen? Keeble und Gamble (41) sowie Degner (11) haben bei *Macromysis flexuosa* beobachtet, daß nach wiederholten Reizungen stets die gleichen Zentren und Fortsätze zu sehen waren, und halten diese Beobachtung für beweisend, daß das Pigment sich in präformierten unveränderlichen Bahnen bewege. Ich kann die Bündigkeit dieses Schlusses nicht anerkennen; wenn ich auch an der Richtigkeit dieser Beobachtung nicht im geringsten zweifle, so liegt doch auch eine andere Erklärungsmöglichkeit der Beobachtung vor. Da die Chromatophoren nicht in einem mit Flüssigkeit erfüllten Hohlraum, sondern zwischen den Gewebszellen gelegen sind, so stehen der Aussendung von Pseudopodien nur die Intercellularräume der benachbarten Gewebe zur Verfügung. Solange sich aber diese in ihrer Konfiguration nicht ändern, muß bei einer gleich intensiven Expansion oder Retraktion immer das gleiche Bild der Anordnung der Pseudopodien entstehen, solange wir nicht annehmen wollen, daß die Pseudopodien die Zellen der Umgebung selbst durchsetzen. Es kann also die Konstanz der Konfiguration der Chromatophoren nicht als Beweis gegen ihre amöboide Natur angesehen werden. Dagegen scheint die von den englischen Autoren gemachte Beobachtung, daß bei polychromen Chromatophoren die verschiedenfarbigen Pigmente an bestimmte Fortsätze gebunden sind, so daß ein und dasselbe Pigment sich nur immer in den bestimmten Fortsätzen hin und her bewegt, sehr entschieden gegen die amöboide Natur der Chromatophoren zu sprechen. Denn die Anhänger der Amöbentheorie müßten zu außerordentlich gekünstelten Hilfshypothesen ihre Zuflucht nehmen, um diese Erscheinung zu erklären. Aber ihnen bleibt ein anderer Ausweg offen, indem sie die feste Struktur für die polychromatischen Chromatophoren, die diese Konstanz aufweisen, zugeben, für die monochromatischen als nicht bewiesen gelten lassen,

weil ja auch sonst große Strukturverschiedenheiten vorhanden sind, so daß es wohl neben amöboiden Chromatophoren auch solche geben könnte, bei denen die Pigmentströmung innerhalb fester Bahnen stattfindet, da doch verschiedene Autoren, ich nenne nur Leydig, Biedermann und Fuchs, an Amphibien (siehe diese) und anderen Tieren echte Chromatophoren beobachtet haben, deren Pigment im Gegensatz zu allen anderen Chromatophoren der Umgebung sich nicht an der allgemeinen Reaktion beteiligte. Uebrigens hat neuerdings Doflein (14) bei einigen Crustaceen (*Acanthephyra*, *Gennandas*, *Sergia*) rote Chromatophoren beobachtet, welche während der ganzen Dauer der Beobachtung keine Zeichen von Pigmentbewegung erkennen ließen, und Minkiewicz (63) erwähnt, daß es ihm bei *Phronima* nicht gelungen ist, die expandierten Chromatophoren durch Licht oder andere Mittel zur Retraktion zu bringen. Gegen die amöboide Natur wurde von Franz (18) die Vielkernigkeit der Chromatophoren angeführt, aber diesem Argument fehlt jede Beweiskraft, da doch bei Rhizopoden, also Tieren, welche zweifellos Pseudopodien aussenden, eine Vielkernigkeit bekannt ist. Schwererwiegend ist dagegen als Gegenbeweis das Vorhandensein des Stäbeskelettes anzusprechen, aber auch dieses würde eine Aussendung von Pseudopodien nicht unmöglich machen, da ein solches bei den Foraminiferen und anderen Radiolarien bekannt ist. Endlich hat Franz auch die fibrilläre Struktur der Fortsätze als unvereinbarlich mit ihrer amöboiden Natur angesehen, auch dieser Gegenbeweis ist nicht absolut bindend. Als weitere Beweise gegen die amöboide Natur der Chromatophoren wurde von Keeble und Gamble sowie von Franz das Zurückbleiben von Pigmentresten in einzelnen Chromatophorenästen sowie die Sichtbarkeit pigmentfreier Verzweigungen angeführt. So beweiskräftig diese Beobachtungen auf den ersten Blick erscheinen könnten, so sind sie es doch nicht. Denn pigmentfreie Fortsätze sind nicht immer zu sehen, da Keeble und Gamble erwähnen, daß sie bei *Macromysis flexuosa* und *inermis* während des Lebens zu sehen sind, aber bei *Hippolyte* nicht zu beobachten waren. Auch Degner (11) gibt an, daß vollständig pigmentfreie Fortsätze an *Praunus* nicht zu sehen sind. Man könnte zu der Hilfshypothese Zuflucht nehmen, daß sie bei *Hippolyte* zu fein sind, um ohne Pigment erkannt zu werden. Uebrigens läßt sich das Vorhandensein von pigmentfreien Fortsätzen oder Pigmentresten in ihnen nach Biedermann (8) ganz gut mit der amöboiden Natur der Zellen vereinbaren, wenn man annimmt, daß das Pigment in einem Cytoplasma sich vorwärts bewegt, daß aber das letztere sich langsamer bewege als das Pigment selbst, und daß die Bewegung des Cytoplasmas erst einen gewissen Grad erreicht haben muß, bevor das Pigment in die bereits ausgestreckten Fortsätze hineinströmt. Diese Annahmen sind keineswegs haltlose Hypothesen, sondern haben manche Analoga in den Protoplasmabewegungen der Einzelligen.

Wenn wir alles Für und Wider sorgsam abwägen, so können wir nur sagen, daß einzig und allein das Verhalten der polychromatischen Chromatophoren die Annahme unwahrscheinlich macht, daß die Chromatophoren amöboide Zellen seien, alle übrigen angeführten Gründe sprechen nicht

absolut gegen den amöboiden Charakter der Pigmentzellen bei den Crustaceen, so daß ein bindender Beweis erst noch erbracht werden muß. Der strenge Kritiker wird die Frage wenigstens für die monochromatischen Chromatophoren unentschieden ansehen, obgleich die Wahrscheinlichkeit dafür spricht, daß sich das Pigment in präformierten Bahnen bewegt. Wahrscheinlich sind die Pigmentbewegungen durch Strömungen hervorgerufen, welche nach Keeble und Gamble durch eine Turgeszenzänderung der zentralen Teile der Chromatophore entstehen. Daß solche Schwankungen in der Tat vorkommen, haben die englischen Autoren an den Chromatophoren alter Mysiden gesehen, bei denen manchmal Endigungen der Chromatophorenzweige bersten, und das Pigment sich in die umgebenden Gewebe ergießt. Diese Turgorschwankungen können herbeigeführt werden durch das Licht und unter dem Einfluß des Nervensystems. Daß erhebliche Turgorschwankungen auf äußere Reize erfolgen können, ist bei Pflanzen wohlbekannt, ich nenne nur die Blattbewegungen von *Mimosa pudica* und die Turgorveränderungen der chlorophylhaltigen Zellen um die Stomata, welche durch Licht hervorgebracht werden. Man könnte natürlich auch den Turgorschwankungen der die Chromatophoren umgebenden Zellen einen Einfluß auf die Pigmentbewegungen zuschreiben, da ja auch dann rein passiv Konfigurationsänderungen der Zelle mit verschiedener Pigmentverteiluug entstehen müßten, indem bei einer derartigen Verkleinerung der Intercellularlücken das Pigment aus den Fortsätzen in die Zentra gepreßt würde, um bei Nachlassen des Gewebsturgors wieder in die Fortsätze auszuströmen. Ob solcherweise entstandene Strömungen praktisch vorkommen, wissen wir nicht, aber ihre theoretische Möglichkeit muß zugegeben werden.

E. Nervenendigungen an den Chromatophoren.

Da alle Autoren, gleichgültig wie sie sich auch den Mechanismus der Pigmentverschiebung in der Zelle denken, annehmen, daß die Impulse dazu den Chromatophoren auf dem Wege der Nervenbahn zugeleitet werden, so haben wir zunächst die anatomische Voraussetzung dieser Anschauung zu untersuchen, indem wir fragen: welche anatomischen Verbindungen lassen sich zwischen den Nerven und den Chromatophoren nachweisen? Während wir über die Nervenendigungen an den Chromatophoren der Cephalopoden bereits gut unterrichtet sind, muß unsere Kenntnis von den Nervenendigungen an den Crustaceenchromatophoren als eine sehr mangelhafte bezeichnet werden, da es sich immer nur um gelegentliche Befunde bei anderen Fragestellungen handelt, die Frage selbst aber niemals zum Hauptausgangspunkt einer histologischen Untersuchung gemacht worden ist, trotzdem sie es in mehr als einer Beziehung verdienen würde.

Weber (95) hat an Goldchloridpräparaten von *Philoscia* beschrieben, daß die Chromatophorennerven aus verzweigten, in der Haut gelegenen Zellen entspringen, welche mit ihren Ausläufern deutlich untereinander und mit einer Chromatophore in Verbindung stehen, in welcher erst wenig Pigment abgelagert ist. An Methylenblaupräparaten von *Palaemon* konnte Retzius (82) beobachten, daß die Nervenfasern der Haut sich den Chromatophoren nähern, wobei feinste perlschnurartige Fäserchen sich an die Fortsätze der Chromatophoren an-

legen und sie sogar umspinnen, wobei eine besondere Art von Nervenendigungen nicht zu erkennen war, aber es muß angenommen werden, daß eine innige Berührung, ein Kontakt zwischen den Nerven und Chromatophoren vorhanden sein muß. Dagegen gibt vom Rath (79) an, daß an Methylenblau- und Chlorsilberpräparaten in der Haut der Arthropoden freie verästelte Nervenendigungen an den Chromatophoren von ihm beobachtet wurden. Leider konnte ich aus dieser Arbeit nicht ersehen, ob und für welche Crustaceen dieses Verhalten zutrifft. Endlich hat Holmgren (35) bei *Palaemon* vielfach miteinander anastomosierende multipolare Chromatophoren gesehen, die mit dem Perineurium eines vorbeiziehenden Nerven in Verbindung stehen, die nach der beigegebenen Abbildung (Fig. 47) eine sehr innige zu sein scheint.

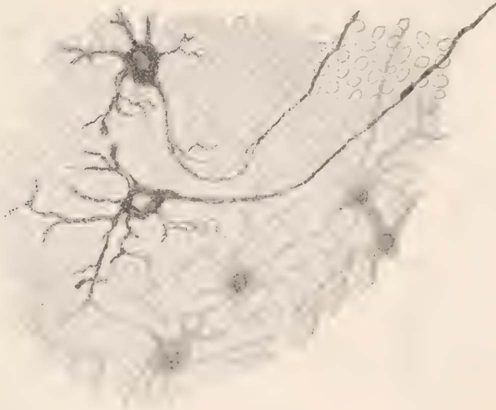


Fig. 47. *Palaemon*. Tangentialschnitt durch die Haut der Telsonplatte. Teils stark, teils wenig pigmentierte Chromatophore. (Nach Holmgren.)

Neuerdings hat Degner (11) bezweifelt, daß die von Retzius als Nervenfasern beschriebenen Klümpchen und Fäserchen wirklich Nervenfasern sind. Degner hat gleichfalls Methylenblaupräparate und zwar von *Leander* untersucht (Fig. 48), fand aber keine Umspinnung der Chromatophoren durch Nervenfasern, doch legen sich Nervenstränge an die Chromatophoren an, ohne daß ein Zusammenhang der beiden Gebilde erwiesen werden konnte.

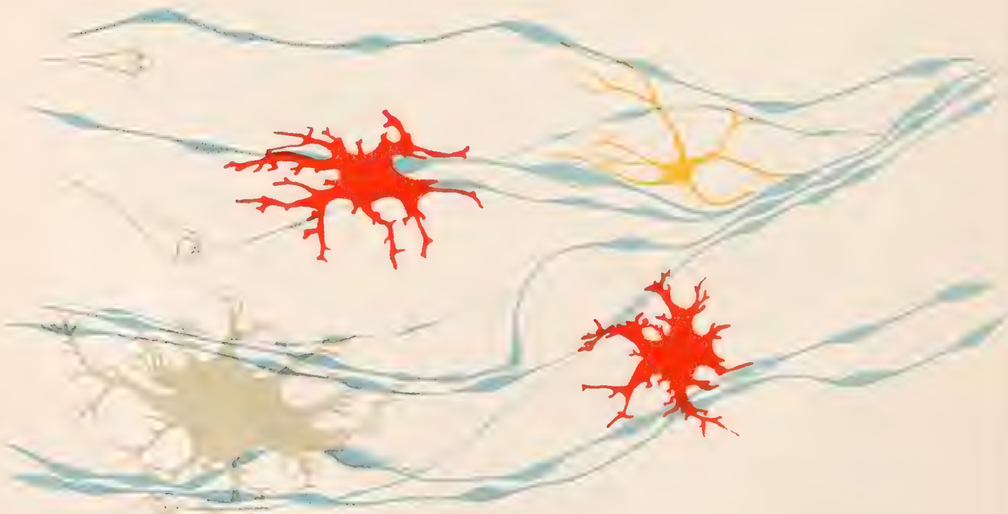


Fig. 48. *Leander treillanus*. Methylenblaupräparat der Uropoden. Lagebeziehung der gefärbten Nerven zu den Chromatophoren. (Nach Degner.)

Mit diesen kurzen Angaben sind leider unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete erschöpft, aber so viel scheint doch sicher zu sein, daß Nervenendigungen oder ein Kontakt zwischen Nervenfasern und Chromatophoren vorhanden ist, wenngleich uns auch über die Art dieses Kontaktes zurzeit noch eine genauere Kenntnis fehlt.

F. Entwicklungsgeschichte der Chromatophoren.

Eine einheitliche abgerundete Darstellung der Chromatophorenentwicklung bei den Crustaceen läßt sich zurzeit noch nicht geben, da unsere Kenntnisse noch viel zu lückenhaft sind, um die Verschiedenartigkeit der einzelnen Beobachtungen zu einem geschlossenen Ganzen zu vereinigen. Wenn auch einzelne Beobachtungen bei den verschiedenen Crustaceenarten wiederkehren, so daß sie wohl als allgemeine Entwicklungsregeln anzusehen sind, so findet man andererseits solche Verschiedenheiten bei den einzelnen Arten, daß sie als charakteristische Merkmale für die einzelnen Arten von den Autoren angesehen werden.

Da die verschiedenen Autoren, POUCHET (76), KEEBLE und GAMBLE (39—41, 43) sowie MINKIEWICZ (63) an verschiedenen Tieren ihre Untersuchungen angestellt haben und außerdem noch sehr verschiedenen Detailfragen der Entwicklung ihr Augenmerk zuwandten, so wird die Darstellung außerordentlich erschwert und kann sich nicht über das Niveau einer losen Aneinanderreihung mehrfach widersprechender Beobachtungen erheben, da bei der ganzen Sachlage eine kritische Prüfung der einzelnen Angaben unmöglich ist; dazu fehlen vor allem systematische Untersuchungsreihen, die ein Abwägen der einzelnen Beobachtungen gegeneinander zulässig erscheinen ließen. Wir begnügen uns deshalb, kurz referierend die einzelnen Arbeiten darzustellen.

POUCHET (76) hat zuerst die Entwicklung der Chromatophoren bei *Homarus* untersucht. Es sind bereits gut entwickelte rote Chromatophoren vorhanden, wenn der Dotter noch die Hälfte des Eies einnimmt. Es sind nicht granulierte Zellen mit Kernen von 5—6 μ, welche sich bereits kontrahieren. Zu gleicher Zeit erscheinen auch die gelben Chromatophoren, welche einzelne Tröpfchen des Farbstoffes enthalten. Beide Arten sind über den ganzen Körper zerstreut und liegen in der Hypodermis, sowie auf der Oberfläche der Muskeln. Das rote Pigment liegt in der Mitte des Zellkörpers, ist scharf begrenzt, flüssig, durchsichtig von scharlachroter Farbe. Bei *Palinurus* tritt gleichfalls zur selben Zeit das Pigment im Ei auf.

Crangon vulgaris zeigt zur Zeit, wo der Dotter ein Drittel des Eies einnimmt, bereits rote, gelbe und violette Chromatophoren, wobei die roten überwiegen, besonders in der Nachbarschaft der Kopfanhänge. Später, wenn die gelben und violetten Chromatophoren ihre Fortsätze aussenden, ist das rote Pigment nicht mehr so ausgedehnt. Es erscheinen noch weitere Chromatophorengruppen an den Kopfanhängen und zuletzt kleine Gruppen auf der Medianlinie in der Nähe des Bauchstranges. Die roten Flecke sind bei ihrem Auftreten stets kleiner als die gelben und blauen. In den roten Pigmentzellen bildet das Pigment einen scharf begrenzten Fleck, manchmal sind auch zwei solche Flecken vorhanden. Die kleinen roten spindelförmigen Zellen haben ein durchscheinendes nicht granuliertes Protoplasma mit einem etwa doppelt so langen wie breiten Kern, welcher einen Nucleolus aufweist.

Die gelben und blauen Chromatophoren sind kleiner als die roten, von unregelmäßiger Form und zeigen bereits frühzeitig Fortsätze. Ihr Pigment ist schwach, manchmal nur teilweise gefärbt und bildet in der Mitte der Zelle einen unscharf be-

grenzten Fleck. Der Zellkern ist rund. Demnach stellen die roten Zellen einerseits und die gelben und blauen andererseits je eine Kategorie von Zellen dar. Bewegungserscheinungen können bei den gelben und blauen Chromatophoren bereits in beträchtlichem Umfange beobachtet werden, während die roten kaum solche erkennen lassen. An einer anderen Stelle heißt es ganz im Gegensatz zu den früher erwähnten Angaben: „es scheint, daß das gelbe Pigment früher erscheint als das rote.“

Wir wenden uns nun zu den leider nicht sehr übersichtlichen und oft schwer verständlichen Angaben von Keeble und Gamble (39—41, 43). Der Schwerpunkt dieser Untersuchungen liegt einmal darin, daß sie die Entwicklung der Chromatophore als vielzelliges Organ darstellen und die verschiedene Entwicklung der einzelnen Gruppen bei verschiedenen Crustaceen verfolgen.

Als allgemeine Regel für die Entwicklung des Chromatophorensystems sowohl der Schizopoden als auch der Decapoden, wie *Hippolyte* und *Palaemon* gilt, daß die Chromatophoren auf ihrer ersten Entwicklungsstufe aus einem unverzweigten Körper bestehen. Sobald die Pigmentzellen sternförmig geworden sind, beginnt das Pigment zu funktionieren, so daß man bereits am Embryo Pigmentbewegungen beobachten kann. Trotzdem die Entwicklung des Chromatophorensystems in gewissen allgemeinen Zügen bei den Crustaceen gleiches Verhalten zeigt, so differiert sie doch in einzelnen Punkten, ja es unterscheidet sich sogar die Entwicklung der einzelnen Chromatophorengruppen bei dem gleichen Tier.



Fig. 49. *Hippolyte gaimardii.* Jugendstadium einer Chromatophore vom erwachsenen Tier. (Nach Keeble und Gamble.)

Wir wollen mit der Entwicklung der Chromatophoren bei den Mysiden beginnen und die Verhältnisse bei *Macromysis flexuosa* schildern. Bei jungen Embryonen von 2 mm Länge, welche aus der Bruttasche des Weibchens entnommen worden sind, sind bereits einzelne Gruppen von Chromatophoren vorhanden. Zuerst entwickelt sich die neurale Gruppe, dann die kaudale Gruppe, die ebenso wie die erstgenannte sich in der Richtung von vorn nach hinten weiter ausbildet; zuletzt erscheint die viscerale Gruppe. Bei etwas älteren Embryonen treten dann einzelne Abteilungen der akzessorischen Gruppe noch hinzu, so daß vor der Geburt bereits alle Zentren der drei Hauptgruppen und einige der akzessorischen in ihrer endgültigen Stellung bereits vorhanden sind. Näher verfolgt wurde die Entwicklung einiger neuraler Zentren. Die Chromatophoren dieser Gruppe entwickeln sich als Proliferationen der Epidermis, welche die embryonalen Ganglien bedeckt, und senken sich in die tieferen Gewebe. Sie sind Einwüchse aus mehreren Zellen bestehend und umgeben ein kernloses körniges pigmentiertes Protoplasma. An einer anderen Stelle erwähnen die Autoren, daß diese Einwüchse Bläschen sind, die ungefähr aus einem Dutzend Zellen bestehen, welche um einen zentralen Hohlraum angeordnet sind, in welchen sie ihr Pigment hinein sezernieren. Die Zellen wachsen dann zu den einzelnen Teilen der Gruppe aus und bleiben bis zu einem späten Stadium der Entwicklung unpigmentiert. Nach der Geburt erfolgen nur geringe und unwichtige Aenderungen in den Chromatophorenzentren, die in einer Teilung der Abdominalzentren in mehrere Abteilungen bestehen und in der Ausbildung einiger neuer akzessorischer Zentren. Denn zur Zeit, wo der Embryo bereits alle Hauptzentren des erwachsenen Tieres hat, sind nur die Hauptzweige dieser Zentren vorhanden, die endgültige Ausbildung des ganzen Systems ist aber noch nicht erreicht, weshalb die Farbenmuster des erwachsenen

Tieres noch nicht vorhanden sind, sie bilden sich erst später aus. Was nun die Pigmente selbst anbelangt, so ist bei den jüngsten Embryonen in den neuralen Zentren nur ein Pigment vorhanden, das bei feiner Verteilung dunkelbraun erscheint; es fehlt selbst bei reifen Embryonen noch immer die gelbe reflektierende Substanz, dagegen enthalten die kaudalen Zentren von allem Anfang an die gelbe Substanz, zu der später das dunkelbraune Pigment hinzutritt.

Bei *Crangon vulgaris* läßt sich die Entwicklung des Chromatophorensystems folgendermaßen kurz charakterisieren. Im jüngsten Stadium ihrer Entwicklung besteht die Chromatophore aus einer sternförmigen Bindegewebszelle. Später treten Kerne in den verzweigten Zellfortsätzen auf, während im Chromatophorenzentrum ein oder mehrere Kerne beobachtet werden. Die Zellfortsätze selbst sind Hohlräume, die von einer stark lichtbrechenden festen Randpartie begrenzt werden und in ihrem Innern ein bewegliches Endoplasma enthalten. Beim Embryo entwickelt sich ein zentralisiertes System, das aus einer kaudalen und neuralen Gruppe besteht, während die viscerale fehlt; ferner treten zerstreute sekundäre Gruppen auf. Im Mysisstadium ist das zentralisierte System bereits vollständig entwickelt und kann vollkommen mit dem primären System von *Macromysis* verglichen werden. Das sekundäre System hingegen entwickelt sich nur langsam und ist nur zum Teil dem Mysidentypus vergleichbar. Es entwickelt sich aber gegen Ende des Larvenlebens sehr schnell, indem neue Zentren in der dorsalen Oberfläche der Haut hinzukommen, während in der ventralen Oberfläche noch die neurale Gruppe vorherrscht. Schließlich überwiegt an der dorsalen Oberfläche das sekundäre System vollkommen über das primäre und bildet die graue Farbe des erwachsenen Tieres. Jedes Zentrum und dessen Teile sind von einem rotweinfarbenen Pigment und einer gelb reflektierenden Substanz erfüllt, welche bereits vor der Geburt Bewegungserscheinungen zeigen; das violette Pigment erscheint erst später.

Endlich sei noch die Entwicklung des Chromatophorensystems bei *Hippolyte varians* in seinen Hauptzügen geschildert. Die Chromatophoren entwickeln sich von einer Zelle oder einer Gruppe von Zellen und bestehen immer aus einer Zellgruppe, deren breitere zentral gelegene Enden zusammenlaufen, um einen zentralen Körper zu bilden, während die peripheren Enden zu einem verzweigten Röhrensystem auswachsen, dessen Randpartien die Kerne enthalten. In diesen Zellen ist das rote und gelbe Pigment enthalten, während in neu hinzutretenden gleichfalls verzweigten Zellen das blaue Pigment und Fett vorhanden ist. Aus einer Chromatophore können durch ungleiche Teilung oder Knospung neue entstehen, die entweder wie in den Muskeln eine Zeitlang miteinander in Verbindung bleiben, oder sich bald voneinander trennen, wie es in der Haut der Fall ist. Die hauptsächlichsten Gruppen zeigen bei *Hippolyte* eine ähnliche Anordnung wie bei *Crangon*. Zur Zeit des Ausschlüpfens besitzt die Zoea ein gut entwickeltes neurales und kaudales Zentrum, dagegen nur Andeutungen einer visceralen und einer kleinen akzessorischen Gruppe.

Die einzelnen Zweige der Gruppen sind gut entwickelt und lassen die Bewegungen des eingeschlossenen Pigmentes deutlich erkennen. Zahl und Anordnung der einzelnen Zentra ist konstant. Die Entwicklungsvorgänge im Mysisstadium wurden nicht beobachtet, sondern erst wieder bei Tieren, welche bereits seßhaft geworden sind. Die verschiedenen Farben des heranwachsenden Tieres sind zurückzuführen auf Unterschiede im sekundären Chromatophorensystem. Obgleich das im Embryo angelegte und bei der weiteren Entwicklung voll ausgebildete primäre Chromatophorensystem während des ganzen Lebens bestehen bleibt, so ist es doch für die Färbung und Zeichnung des erwachsenen Tieres ohne Bedeutung, weil es von dem gleichfalls in frühen Entwicklungsstadien erscheinenden sekundären System vollkommen überwuchert wird, welches die endgültige Färbung und Zeichnung bestimmt.

Ueber das Verhalten der Pigmente selbst ist folgendes zu berichten. Das Anfangspigment kann rot oder gelb sein und kann sich ohne Hinzutreten einer neuen Farbe wesentlich vermehren. Da nun durch Knospung oder Abzweigung neue Chromatophoren entstehen, die miteinander in Verbindung bleiben, so entstehen aus sieben oder acht birnförmigen Zellen zusammengesetzte Komplexe, welche alle das gleiche Pigment enthalten. Die Zoea besitzt ein zentralisiertes Chromatophorensystem, das rotes Pigment und eine grünlich reflektierende Substanz enthält, nur das gelbe Pigment erscheint später, während das blaue gewöhnlich zwar später als das rote aber früher als das gelbe zur Beobachtung gelangt, jedoch unter besonderen Verhältnissen kann es entweder gleichzeitig oder sogar früher als das rote vorhanden sein. Sobald der Nerveneinfluß sich auf die Pigmentbewegung geltend macht, entsteht im Licht das gelbe Pigment und kann unter Umständen sogar über das rote überwiegen.

Wir haben hier nur die Entwicklung des Pigmentes bei den Haupttypen der Crustaceen dargestellt, bezüglich der anderen Arten muß auf das Original verwiesen werden.

Weiter haben wir über die Untersuchungen von Minkiewicz (62) zu berichten, welcher die Entwicklung der Chromatophoren an *Phronima sedentaria* verfolgt hat. Bei diesem Tier erscheinen die Chromatophoren erst in relativ späten postembryonalen Entwicklungsstadien bei ausgeschlüpften Larven, welche ihre erste Häutung vollendet haben, in den Magenfalten des Digestionstraktus. Vorher haben sich aber bereits die Chromatophoren des Auges entwickelt und in zwei Gruppen geteilt. Die Chromatophoren der dorsalen Magenfalte vermehren sich sehr rasch durch direkte Teilung, von denen ein Teil im Magen verbleibt, während die anderen in die Gewebe der Umgebung auswandern und in die verschiedenen Körperregionen und das ganze Nervensystem allmählich vordringen, wobei sie die Nervenstämme als Bahnen benützen. Sobald die Chromatophoren die Scheren erreicht haben, werden die ursprünglich violetten Pigmentzellen bräunlich, bei welcher Farbenveränderung die carpalen Drüsen von Einfluß zu sein scheinen.

Degner (11) hat an Embryonen von *Praunus* (2,4 mm Länge) die Chromatophorenentwicklung beobachtet. Er findet die Zellen von einer einheitlichen Membran umschlossen, deren Inhalt nicht ganz vom Pigment erfüllt ist. Die Zellen sind sehr chromatinreich und zeigen zahlreiche spindelförmige Kerne, sowie Andeutungen der Chromorhizen, so daß hier fast die gleichen Bilder vorliegen wie beim erwachsenen Tier. Von einem zentralen Sack, wie ihn Keeble und Gamble beschrieben haben, der von peripheren Zellen durchbohrt wird, ist nichts zu erkennen.

Da eine nicht zu verkennende Gesetzmäßigkeit in der Anordnung der einzelnen Chromatophorensysteme vorhanden ist, welche so groß ist, daß Keeble und Gamble ihr sogar taxinomischen Wert zuerkennen, so liegt es nahe, zu fragen, auf welche Weise diese Konstanz der Färbung erreicht wird, ist sie vererbt oder vom Einzelindividuum erworben, oder sind beide Faktoren in gleichem Maße an der Ausbildung des endgültigen Färbungszustandes beteiligt. Schon Matzdorff (56) hat sich diese Frage für die verschieden gefärbten *Idotea*-Varietäten vorgelegt und in der Weise beantwortet, daß die verschieden gestreiften und gebänderten Arten von einer einfarbigen Stammform abstammen, aus der sie dadurch hervorgegangen sind, daß der Aufenthaltsort Färbungsveränderungen hervorrief, die weiter vererbt wurden. Allerdings ist die Begründung dieser Annahme ganz auf den Boden der Mimicryhypothese gestellt und steht leider auf sehr schwachen Füßen. Aus den monochromati-

schen Tieren sollen die einstreifigen Arten dadurch entstanden sein, daß bei aufgehellten Tieren, die durchsichtig sind und die dunkle Medianlinie des Darmes durchscheinen lassen, es notwendig war, diese dunkle Linie zu verdecken, weshalb sie zur Ausbildung des weißen Pigmentes Veranlassung gab. Etwas Unphysiologischeres als eine solche Argumentation kann es gar nicht geben. Man muß doch zunächst fragen, unter welchen Bedingungen diese Aufhellung von *Idotea* eintritt, und ob diese die normalen Aufenthaltsbedingungen sind. Das ist nun keineswegs der Fall, denn *Idotea* lebt meist auf mehr oder weniger dunkel gefärbten Seegrasarten, während die Aufhellung nur auf einem hellen Untergrund vorhanden ist; und dann noch eins: ist vielleicht eine weiße Linie auf einem durchsichtigen Körper nicht ebenso zu sehen wie eine dunkle? Ein Nutzen der weißen Färbung wäre nur auf einem weißen Grunde vorhanden, wenn der weiße Untergrund das durchsichtige Tier gleichfalls weiß erscheinen läßt.

Die zweistreifigen Arten sind nach Matzdorff vielleicht aus den einstreifigen Arten entstanden, indem sich die Anpassung an die Nervatur der *Zostera*-Blätter vervollkommnet hat; aus den gestreiften entwickeln sich endlich die gefleckten Formen, um „die Zahl der bewohnbaren Pflanzen zu vergrößern". Die unbeweglichen Chromatophoren läßt Matzdorff aus beweglichen entstehen, weil an manchen Stellen des Körpers die Zeichnung unverändert bleiben mußte, um die Nachahmung der Schutz gewährenden Pflanzenteile stets innezuhalten. Daß derartige vollkommen unphysiologische Deutungen uns keinen befriedigenden Aufschluß über die Genese der Tierfärbung geben können, braucht wohl nicht noch ausführlicher begründet zu werden.

Auch Keeble und Gamble (39, 41, 43) haben wiederholt diese Fragen diskutiert. Da das primäre Chromatophorensystem der Mysiden bereits im Embryo vollkommen angelegt ist und in bezug auf Anordnung, Zahl und Lage der einzelnen Zentren bei den verschiedenen Arten eine nahezu absolute Konstanz zeigt, so muß es als ein vererbtes angesehen werden. Das gleiche gilt auch für das sekundäre System. Bei den Decapoden bestimmt das sekundäre Chromatophorensystem die endgültige Zeichnung und Färbung. Da das primäre System im Verlaufe der Entwicklung gleichfalls vollkommen ausgebildet ist, so scheint es gleichfalls vererbt zu sein. Die Entstehung des sekundären Systems aus dem primären ist zurzeit noch unerklärt und damit auch das Problem der Vererbung der Farbe. Immerhin muß darauf hingewiesen werden, daß z. B. *Crangon* bereits während des pelagischen Lebens die Hauptzüge seines sekundären Systems aufweist, und daß die Zeichnung und Färbung der erwachsenen Exemplare von *Crangon* und *Palaemon* konstant sind und sich direkt entwickelt haben, so daß bei diesen Tieren wohl auch das sekundäre System wahrscheinlich vererbt sein dürfte.

Dagegen sind bei *Hippolyte* trotz der Konstanz der verschiedenen Zeichnungen der einzelnen Varietäten diese Muster indirekt entstanden, denn hier wechselt nicht nur die Anordnung, Lage und Zahl der Chromatophorenzentren, sondern auch die Art und Weise, wie die endgültige Zeichnung und Färbung des Tieres erworben wird, indem die einfarbigen erwachsenen Arten sowohl aus ein-

farbigen als auch aus gestreiften und gefleckten Jugendformen hervorgegangen sein können.

Das heranwachsende Tier hat ein besonderes Farbenmuster, das sich in weitem Umfange in Beziehung zum primären System der Zoea entwickelt, aber dieses primäre System wird, trotzdem es bestehen bleibt, von dem sekundären System verdeckt, das für die erwachenen Tiere die Zeichnung und Färbung bestimmt. Das primäre System ist zweifellos vererbt, vielleicht auch noch die Zeichnung des heranwachsenden Tieres, aber die Endfärbung des erwachsenen Tieres ist das Resultat der Umgebung. Die englischen Autoren denken daran, daß nach Aufgabe des pelagischen Lebens zur Zeit des Sichfestsetzens der Tiere je nach der Art des Seegrases, auf dem sie sich niederlassen, verschiedene Komplexe von Licht und Schatten auf das Tier fallen, so daß an den vom Licht getroffenen Stellen die Chromatophoren retrahiert und an den beschatteten Stellen expandiert sind. Unter der allerdings noch nicht erwiesenen Voraussetzung, daß im Expansionszustand das Chromatophorenwachstum begünstigt werde, während es bei Retraktion verlangsamt werde, könnten dann entsprechende Licht- und Schattenstellungen zu persistierenden Zeichnungen Anlaß geben. Bei diesem Erklärungsversuch handelt es sich im Prinzip um eine Anlehnung an die Anschauungen, welche Wiener (97) über die Beeinflussung der Tierfärbung durch das Licht entwickelt hat. Es kann zugegeben werden, daß die verschiedenen Ausbreitungszustände für die Entwicklung der Chromatophoren von entgegengesetzter Wirkung sein können, denn in der Entwicklungsmechanik wird mit derartigen wachstumshemmenden und wachstumsfördernden mechanischen Faktoren vielfach operiert, und ich selbst habe in meinen Untersuchungen über die Entwicklungsmechanik des Gefäßsystems vielfach von diesen Erklärungsmöglichkeiten Gebrauch gemacht. Nur darf eines bei solchen Begründungen nicht übersehen werden: ist es möglich, eine Tatsache dafür anzuführen, daß die Expansion die Entwicklung der Chromatophoren fördert? An Crustaceen sind derartige Versuche überhaupt noch nicht angestellt worden, weshalb diese Voraussetzung nicht mehr und nicht weniger als eine Petitio prinzipii ist. Wir kommen auf diese Fragen noch mehrfach zurück in den Kapiteln über Fische und Amphibien. Könnte man heute mit Sicherheit entscheiden, daß die Expansion der aktive und die Retraktion der passive oder Ruhezustand der Chromatophoren wäre, dann wäre die obige Annahme schon einigermaßen gestützt, denn man könnte an die Wachstumsförderung denken, die durch die Tätigkeit bedingt ist. Aber einerseits ist es möglich, daß sowohl die Expansion als auch die Retraktion aktive Prozesse sind, zumal wenn die Pigmentbewegungen durch Strömungen infolge Turgoränderungen der Zellen hervorgerufen werden, wie Keeble und Gamble selbst annehmen. Andererseits ist es aber viel wahrscheinlicher, daß die Expansion der Ruhe und die Retraktion der Tätigkeit der Zelle entspricht.

Wie sollen nun die durch das Licht erzeugten Schattenbänder manifest werden? Das wäre doch nur möglich, wenn der Schatten stets auf die gleiche Körperstelle fiele; dazu dürfte sich der Stand der Sonne nicht ändern, also eine Voraussetzung, die unerfüllbar ist, und außerdem dürfte das Tier keine Ortsveränderungen aufweisen. Endlich können scharf begrenzte Schatten

in einem Wald von Zosteren doch nur an den äußersten Rändern entstehen, denn im Innern dieses dichten Waldes herrscht ein gleichmäßiges Halbdunkel, oder wir wollen richtiger sagen, ein zerstreutes diffuses Licht ohne Vorherrschen einer bestimmten Strahlenrichtung, so daß scharf begrenzte Schlagschatten gar nicht entstehen können.

G. Physiologie des Farbenwechsels.

1. Die allgemeinen Erscheinungen des Farbenwechsels der Crustaceen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß der Farbenwechsel der Crustaceen in der Hauptsache durch die Expansion und Retraktion des in den Chromatophoren enthaltenen Pigmentes bedingt wird, daneben spielt aber auch die Umfärbung der Tiere durch Neubildung von Pigmenten, bzw. Vermehrung und Verminderung bereits vorhandener Pigmente eine sehr bedeutende Rolle. Dieser Mechanismus der Umfärbung ist schon während der Entwicklungsperioden der Crustaceen vorhanden, da, wie wir bereits gesehen haben, die verschiedenen Chromatophoren verschiedene Pigmente besitzen, oder polychromatische Chromatophoren vorhanden sein können. In beiden Fällen entstehen aber die verschiedenen Pigmente zu verschiedenen Zeiten, woraus eine mehr oder minder ausgesprochene Umfärbung resultieren muß. Diese Umfärbung kommt aber auch am erwachsenen Tiere vor, sie ist besonders von Keeble und Gamble, sowie von anderen Autoren an *Hippolyte varians* beobachtet worden, wenn das Tier von einer Pflanze auf eine anders gefärbte übergeht. Bis zu einem gewissen Grade gehört auch der periodische Tag- und Nachtfarbenwechsel zu den Umfärbungen, da bei ihm ein neues Pigment erscheint. Andererseits spielen auch bei ihm die Verteilungen der schon vorher vorhandenen Pigmente innerhalb der Chromatophoren eine gewisse Rolle, so daß er eine Mittelstellung zwischen dem einfachen Farbenwechsel (Pigmentbewegungsfarbenwechsel) und der Umfärbung einnimmt.

Schon aus der Art des Mechanismus, wie der Farbenwechsel und die Umfärbung zustande kommen, geht hervor, daß die Veränderungen der Farbe nicht ganz plötzlich erfolgen können, wie etwa bei den Cephalopoden, wo es sich um eine Kontraktion von Muskeln handelt, sondern es müssen größere Zeitintervalle hierzu erforderlich sein, welche außerdem verschieden groß bei verschiedenen Tieren sind und auch besonders von den Bedingungen abhängen, unter denen die Beobachtungen angestellt werden. Die kürzeste Zeit für den Farbenwechsel von *Hippolyte* und *Macromysis* haben Keeble und Gamble (39, 41) beobachtet, indem dunkle Tiere auf einem hellen Untergrund (in einer weißen Porzellanschüssel, die mit weißem Musselin überspannt war) innerhalb $^1/_2$—1 Minute vollkommen transparent wurden. Andererseits braucht die Aufhellung in der Dunkelheit je nach der Tageszeit und dem Zustande des Tieres 10 Minuten bis 2 oder mehrere Stunden. Auch Sars (86) hat an *Mysis flexuosa* das Dunkelwerden innerhalb $^1/_4$ Stunde beobachtet. Für *Idotea* gibt Matzdorff (56) als das Minimum der Zeit der Expansion der Chromatophoren 3—5 Minuten an, als Durchschnitt 10—20 Minuten. In Bauers (1) Versuchen an *Idotea* war das Minimum

für die Retraktion des Pigmentes 7 Minuten, für die Expansion 22 Minuten, so daß Bauer selbst auf die auffallenden Unterschiede in der Geschwindigkeit der Expansion und Retraktion hinweist, während Matzdorff direkt angibt, daß die beiden Vorgänge gleiche Zeit beanspruchen; solche Widersprüche sind eben nur dadurch erklärlich, daß die früheren Autoren unter ganz verschiedenen Experimentalbedingungen arbeiteten, die eine Vergleichung der Resultate untereinander nicht ermöglichen. Uebrigens hat von den älteren Autoren bereits Pouchet (74) angegeben, daß bei *Palaemon* der Farbenwechsel auf verschiedenem Untergrund verschieden rasch erfolgt, indem der Uebergang von Hell zu Dunkel schneller von statten geht als in umgekehrter Richtung, „im letzteren Falle ist er in 24 Stunden noch nicht beendet". Desgleichen haben Keeble und Gamble (41) bei *Palaemon* und *Macromysis* auf dunklem Untergrund eine sehr rasche Expansion der Pigmente beobachtet. Bei *Anilocra mediterranea* hat Mayer (57) einen Farbenwechsel nicht direkt beobachten können, er ist aber zweifellos vorhanden, denn dieser Isopode ändert seine Farbe mit derjenigen der Fische, auf denen er lebt, aber der Farbenwechsel ist wohl außerordentlich langsam, so daß er bei einer nicht sehr langen Beobachtungszeit gar nicht direkt wahrgenommen werden kann. Vielleicht darf man das Gleiche auch für *Phronima sedentaria* annehmen, da es Minkiewicz (63) durch keinen künstlichen Eingriff gelang, einen Farbenwechsel hervorzurufen. Außerdem gibt es nach Matzdorff (56) einige schwarzbraun gefärbte *Idotea*-Varietäten, welche selbst im hellsten Sonnenlicht und in einem völlig belichteten weißen Gefäß ihre dunkle Farbe bewahren. Solche Beobachtungen hat wohl jeder Autor gemacht, der seine Versuche über Farbenwechsel an einem großen Versuchsmaterial angestellt hat, und sowohl Biedermann (8) als auch Fuchs (21) haben ausdrücklich betont, daß es unter den Versuchstieren immer einzelne gibt, die aus unbekannten Gründen keinen oder nur einen unvollkommenen Farbenwechsel aufweisen, die deshalb zu solchen Versuchen unbrauchbar sind.

Von bedeutendem Einfluß auf den Umfang und die Geschwindigkeit des Farbenwechsels scheint das Alter der Tiere zu sein, indem jüngere Exemplare einen besseren Anpassungsfarbenwechsel zeigen als erwachsene, worüber sehr interessante Versuche von Keeble und Gamble (43) an *Hippolyte* vorliegen. Junge, durchscheinende, fast farblose Tiere wurden auf braunrotes Seegras gesetzt. Bei mehreren Tieren war bereits am folgenden Tage eine Anpassung an die Farbe des Grases bemerkbar, 11 von den 17 Versuchstieren zeigten sie am 2. Tage. Auf grünen Pflanzen wurden sie im Verlauf eines Tages grün. In einem anderen Falle wurden junge, farblose Hippolyten auf grünem Gras binnen 3 Tagen seegrün, einige von diesen grünen Tieren wurden auf braunes Gras gesetzt und wurden innerhalb 3 Tagen braun. Im grünen Stadium wurde viel gelbes und blaues Pigment gebildet, aber wenig rotes, dagegen im braunen Stadium das rote bedeutend vermehrt und das blaue vermindert. Ist dagegen bereits reichlich Pigment vorhanden, wie beim Erwachsenen, dann reagieren die Tiere sehr langsam auf die veränderte Farbe ihrer Umgebung. Es scheint, daß die Tiere zur Zeit, in der sie von der pelagischen zur festsitzenden Lebensweise übergehen, in hohem Grade die Fähig-

keit besitzen, Schutzfärbungen auszubilden, dagegen wird im Alter das Chromatophorensystem mehr stereotyp und kann sich den Farbenveränderungen der Umgebung nur langsam oder gar nicht mehr anpassen. Von großem Interesse ist die Beobachtung Gambles und Keebles (23), daß ein erwachsenes grünes Tier langsam, im Verlauf mehrerer Wochen auf braunem Seegras braun wurde, während die Rückverwandlung in Grün rascher erfolgte. Bei Wiederholung des Versuches an freilebenden Exemplaren zeigten sich die Tiere entweder ganz unempfindlich oder reagierten noch langsamer. Ebensowenig gelang es Degner (11), an *Idotea* derartige Umfärbungen zu beobachten. Da nun die Farbenveränderung durch verschiedene Pflanzen bei Erwachsenen nicht sehr groß ist, sehr langsam und auch im Dunkeln erfolgt, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die schützende Wirkung dieser Umfärbungen nur etwas ganz Sekundäres sein kann, daß die Art des Stoffwechsels in erster Linie die Färbung bedingt. Gerade die stärkere Anpassungsmöglichkeit der jungen Tiere spricht dafür, denn sie können ihren Stoffwechsel leichter umformen als die Erwachsenen. Inwieweit die verschiedenen Pflanzenfarbstoffe der Nahrung selbst von Bedeutung für die Umfärbung sind, werden wir in einem späteren Kapitel besprechen.

Ferner zeigt sich nach den Untersuchungen von Matzdorff (56) an *Idotea*, daß geschwächte oder kranke Tiere einen sehr langsamen Farbenwechsel haben, ja er kann sogar ganz fehlen. Hierher gehört wohl auch die von Keeble und Gamble sowie von Doflein (14) gemachte Beobachtung, daß die Farben der Tiere in der Gefangenschaft abblassen. Auch höhere Konzentrationen des Salzwassers (2—2,62 Proz.) verlangsamen den Farbenwechsel beträchtlich. In gleicher Weise wirken niedere Temperaturen des Wassers, ja, bei 10° oder weniger war überhaupt kein sicherer Farbenwechsel mehr zu konstatieren. Schon lange vorher hatte Jourdain (37) angegeben, daß der Farbenwechsel von *Nica* bei Temperaturen von 5—6° sehr verlangsamt ist. Alle Autoren stimmen darin überein, daß das Licht der mächtigste Faktor der Farbenveränderung ist, was ja um so weniger verwunderlich ist, als gerade diese Energieform als der adäquate Reiz für die Chromatophoren angesehen wird. Es besteht geradezu eine gewisse Abhängigkeit zwischen der Schnelligkeit der Farbenveränderung und der Intensität der Beleuchtung, denn im Sonnenschein erfolgt die Farbenveränderung rascher als im diffusen Licht, bei hellem Wetter rascher als im Winter. Allerdings sind in den früheren Versuchen eine Reihe von Fehlerquellen enthalten, die nicht erlauben, alle diese Wirkungen nur auf die Intensität des Lichtes, d. h. der sichtbaren Strahlen zu beziehen, denn im direkten Sonnenlicht, sowie im zerstreuten Licht sind unter verschiedenen Bedingungen verschiedene Mengen ultravioletten Lichtes enthalten, welches nach Hertels (33) Untersuchungen eine außerordentlich intensive Wirkung auf die Pigmentzellen hat, ferner ist der Gehalt an Wärmestrahlen ein wechselnder, die ja auch für die Schnelligkeit der Reaktion von Bedeutung sind. Aber durch die Versuche von Keeble und Gamble ist wohl sichergestellt worden, daß die Intensität des Lichtes für die Schnelligkeit der Reaktion von ausschlaggebender Bedeutung ist, so daß die letztgenannten Forscher sogar allgemein eine Beziehung der

Geschwindigkeit der Farbenänderung zur Intensität des Reizes annehmen.

Einen besonderen Einfluß auf die Intensität des Farbenwechsels soll nach Minkiewicz (63) die Häutung ausüben, denn auch alte Hippolyten sollen nach der Häutung die Fähigkeit haben, sich der Farbe des Grundes anzupassen, indem sie bei der Häutung die verlorengegangene Plastizität der Chromatophoren wieder erlangen. Doch konnte Doflein (14) an frisch gehäuteten Leandern keine sicheren Befunde in dieser Richtung konstatieren. Neuerdings hat Megušar (59) vielfache Einflüsse der Häutung auf den Farbenwechsel beschrieben, die aber einen einheitlichen Einfluß der Häutung auf die Tierfärbung nicht erkennen lassen.

Was den Umfang des Farbenwechsels bei den Crustaceen anbelangt, so ist er bei den verschiedenen Arten sehr verschieden, indem er von farblos, hell, braun zu schwarz oder verschiedenen Tönen von rot übergehen kann, wobei orange und gelbe Zwischenstufen auftreten, ja, wenn blaues Pigment vorhanden ist, können auch grüne Farben erscheinen. Wenn wir von den echten Umfärbungen und dem Auftreten der blauen Nachtfarbe absehen, so können wir wohl sagen, daß der in der freien Natur vorkommende Farbenwechsel durch Pigmentverschiebung sich in mittleren Grenzen hält, zumal auf Grund verschiedener Angaben anzunehmen ist, daß die Chromatophoren unter mittlerer Beleuchtungsintensität einen mittleren Expansionszustand aufweisen. Dagegen soll bei *Hippolyte* das Pigment am Tage fast vollständig expandiert sein (Keeble und Gamble, 41). Andererseits gibt es Tiere, wie z. B. *Crangon,* welche trotz verschiedenfarbiger Pigmente, doch nur ein sehr geringes Farbenspiel zeigen, obwohl gerade durch die Anwesenheit verschiedener Pigmente eine größere Mannigfaltigkeit der Farbenveränderung erreicht wird; denn die einzelnen Pigmente reagieren in verschiedener Weise auf einen gegebenen Reiz und außerdem verschieden zu verschiedenen Zeiten. Keeble und Gamble formulieren ihre Anschauung dahin, daß sie sagen, der Farbenwechsel, welcher unter bestimmten Bedingungen auftritt, ist kein einfacher gesetzmäßiger Reflex, wie ein physikalischer Versuch, sondern es zeigen sich zeitweise Verschiedenheiten, denn die drei vorhandenen Pigmente (rot, gelb, blau) können unabhängig voneinander innerhalb der Zelle verteilt sein. Außerdem besitzen die Chromatophoren einen eigenen Rhythmus der Reaktion, welcher als Nachwirkung der Tag- und Nachtbewegung verschieden ist, woraus dann die verschiedene Geschwindigkeit der Reaktion erklärlich ist. Trotz der englischen Autoren wollen wir an der reflektorischen Natur des Farbenwechsels festhalten, wir müssen nur zugestehen, daß es uns bis heute noch nicht möglich ist, alle bestimmenden Faktoren dieses komplizierten Reflexmechanismus zu erkennen. Denn sobald wir die reflektorische Natur des Farbenwechsels leugnen, stehen wir ganz unerklärbaren Phänomenen gegenüber und müssen zur züchtenden Allmacht, zur Lebenskraft und anderen mystischen Dingen unsere Zuflucht nehmen. Außer von Sars (86) ist niemals angenommen worden, daß der Farbenwechsel der Crustaceen ein willkürlicher sei, außerdem liegt nur eine einzige Angabe über einen eventuell psychisch bedingten Farbenwechsel von Eisig vor, welcher bei einer *Squilla mantis*, auf die ein junger Octopode

losschoß, plötzlich lebhafte Rotfärbung am ganzen Körper auftreten sah (SCHMIDTLEIN, 88).

An dieser Stelle sei noch einer höchst merkwürdigen Beobachtung DOFLEINS (14) gedacht, wo eine Veränderung der Färbung von *Leander* eintrat, ohne daß die Chromatophoren einen Anteil daran haben. *Leander treillanus* hat eine durchsichtige Chitinschale, sowie sehr durchsichtiges Muskelfleisch, auch die übrigen Organe sind durchscheinend. *Leander xiphias* besitzt diese Eigenschaften in noch weit höherem Maße. Werden diese Tiere durch Herausnehmen aus dem Wasser oder durch Fallenlassen auf den Boden oder durch eine Operation stark gereizt, so tritt plötzlich eine mehr oder weniger starke Trübung ihrer inneren Organe auf, welche scheinbar durch Trübwerden des Blutes hervorgerufen wird. Sobald der Shock vorübergegangen ist, verschwindet die Trübung nach $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde. Die Tiere, welche sich nicht erholen können, nehmen vollkommen milchweiße Färbung an. Auch vor der Häutung, sowie bei normalen Tieren können solche Trübungen gelegentlich beobachtet werden.

Diese Trübung ist von BAUER (2) genauer untersucht worden und als eine Folge des Uebertrittes von fein verteiltem Fett in das Blut erkannt worden. Sobald der Chymus in den Mitteldarmanhang von *Leander* eintritt, verschwindet seine blaugrüne Färbung, wobei gleichzeitig in der Umgebung eine wolkige Trübung auftritt, die sich allmählich über den ganzen Körper ausbreitet, so daß das anfangs transparente Tier nun im Ganzen milchigweiß erscheint. Diese Ausbreitung der Trübung vom Mitteldarm kann durch künstliche Eingriffe (starke Reize), wodurch starke Bewegungen des Tieres ausgelöst werden, herbeigeführt werden. Bei hungernden Tieren tritt aber bei den gleichen Einwirkungen keine entsprechende Veränderung ein, es ist höchstens ein schwaches Opalisieren der Muskeln zu beobachten.

2. Einfluß der Umgebung.

Wir wollen uns nun in den folgenden Abschnitten dem speziellen Verhalten des Farbenwechsels zuwenden und zunächst den Einfluß der Umgebung auf die Färbung untersuchen. Daß ein solcher vorhanden ist, wird eigentlich von allen Autoren angenommen, denn sonst hätten nicht MALARD (54), MATZDORFF (56) sowie KEEBLE und GAMBLE (23, 41, 43) so ausführlich die Uebereinstimmung von Färbung und Zeichnung der *Hippolyte* und *Idotea* mit der Farbe der Wohnpflanze beschrieben. Diese Farbenübereinstimmung veranlaßte GAMBLE und KEEBLE (23) experimentell zu prüfen, ob verschieden gefärbte Hippolyten die zu ihrer Farbe passende Pflanze aufsuchen, wenn verschieden gefärbte Pflanzen den Versuchstieren geboten werden. In der Tat ergaben die Versuche eine volle Bestätigung dieser Voraussetzung. Wenn wir gar noch hinzufügen, daß wie bereits erwähnt, auch noch Umfärbungen der Tiere entsprechend der Wohnpflanze zu beobachten sind, was allerdings von DEGNER (11) nicht bestätigt werden konnte, dann könnte man sich vollkommen der Meinung MATZDORFFS (56) anschließen, daß es sich hier um eine „verbergende" Schutzfärbung handelt. Diese Anschauung scheint noch weitere Stützen darin zu finden, daß für *Macromysis* eine

entsprechende Uebereinstimmung mit der Farbe des Grundes von Keeble und Gamble (41) beobachtet ist, indem das Tier auf sandigem Grunde durchsichtig farblos, in trüber Umgebung grau, in tiefem Wasser dunkel erscheint, so daß die Färbung mit dem Hell oder Dunkel der Umgebung übereinstimmt. Auch Matzdorff (56) hebt hervor, daß helle Exemplare von *Idotea* den Aufenthalt auf emporragenden Pflanzen, dunkle den Aufenthalt auf dem Boden vorziehen. Auch bei Daphnien, insbesondere *Sida cristallina*, hat Weismann (96) gefunden, daß in Seen kristallhelle Exemplare leben, in Sümpfen dagegen gelblich und rötlich gefärbte Exemplare. Auch an *Hippolyte* haben Gamble und Keeble (23) gesehen, daß die Tiere in seichtem Wasser heller sind als in tiefem. Weitere Beispiele ließen sich noch in großer Zahl aus den Beobachtungen P. Mayers (58) an Caprelliden, Dofleins (14) an *Leander* anführen. Die Bedeutung der Farbe des Untergrundes für die Farbe der Tiere wird später noch genauer behandelt werden.

Trotzdem die Farbenanpassung als Schutzfärbung eine so stichhaltige und noch dazu außerordentlich bequeme Erklärung der beobachteten Tatsachen zu sein scheint, haben eine Reihe von Autoren an dieser fast zum Dogma gewordenen Auffassung zu rütteln gewagt. So macht P. Mayer (58) darauf aufmerksam, daß grüne und braunrote Exemplare von *Caprella acutifrons* nebeneinander auf Ascidien vorkommen und kommt zu dem Schluß, daß das Chromatophorenspiel nicht der Anpassung an die Umgebung diene, denn dazu ist es bei dem raschen Ortswechsel der Caprelliden zu langsam. Er glaubt vielmehr wie Weber (95), daß die Pigmente dazu dienen, die Wärmestrahlen zu absorbieren. Howell (36) (zit. Gamble und Keeble, 23) weist darauf hin, daß die angebliche Schutzfärbung von *Hippolyte* sowohl im Lichte, wie im Dunkeln stattfindet, was von Gamble und Keeble (23) bestätigt wird. Ferner hat Herdmann (32) betont, daß die Farbenveränderungen von *Hippolyte* niemals in kurzer Zeit erfolgen, und außerdem stimmt die angepaßte Farbe nicht mit der neuen Wohnpflanze überein, Beobachtungen, die gleichfalls von Keeble und Gamble (43) mehrfach bestätigt wurden, ja sie konnten beobachten, daß manche Individuen von *Hippolyte* überhaupt keinen Farbenwechsel zeigten, wenn sie von einer Pflanze auf eine anders gefärbte gesetzt wurden (43).

Die vielfach beobachtete Erscheinung, daß die in den oberflächlichen Wasserschichten lebenden Tiere hell, die Bodenbewohner dunkel gefärbt sind, kann keineswegs als eine primäre Schutzfärbung angesehen werden, sondern in diesen Fällen handelt es sich um eine gesetzmäßige reflektorische Beeinflussung der Chromatophoren durch das Licht und die Helligkeit des Untergrundes, worauf später noch genauer eingegangen werden wird. Dem Licht als farbenbestimmenden Faktor spricht auch Doflein (14) eine große Bedeutung zu, indem er darauf hinweist, daß man nur in stark erleuchteten, geringeren Tiefen eine große Farbenmannigfaltigkeit findet, in der dunklen Tiefsee herrscht Einförmigkeit. Decapoden, welche in geringen Tiefen leben, aber dem Licht entzogen sind, erscheinen stets pigmentarm oder farblos. Mit derselben Anschauung hat bereits Leydig und nach ihm viele andere das Fehlen des Pigmentes bei Höhlentieren erklärt, worauf bereits hingewiesen wurde.

Besondere Beachtung verdient auch das Verhalten der Daphniden. Weismann (96) hebt ausdrücklich hervor, daß die Anpassung der Färbung an die Umgebung eine sehr weitgehende ist, dagegen sind die lokalen besonders lebhaft gefärbten Flecke unabhängig von der Umgebung, sie kommen sowohl bei glashellen Tieren in den Seen oder gelben Tieren in den Sümpfen vor. Es sind nach Weismann „Schmuckfarben". Aber gerade diese Deutung ist eine erhebliche Inkonsequenz, denn diese lebhaften Schmuckfarben machen ja jede Farbenanpassung an die Umgebung vollkommen illusorisch, sie würden die hochzeitlich geschmückten Weibchen gerade zu jener Zeit ihren Feinden verraten, wo ihnen ein Schutz durch Farbenanpassung, bzw. unauffällige Färbung am allernotwendigsten wäre. Weisen doch sonst die Anhänger der Schutzfärbung gerade auf die meist unscheinbare Färbung der Weibchen als einen notwendigen und hervorragenden Schutz hin. Ueberall läßt uns die Anschauung von der Schutzfunktion auf Widersprüche stoßen, die nur durch gewagte Hilfshypothesen dürftig verdeckt werden können. Wir müssen uns nach einer anderen befriedigenderen Erklärung der Funktion der Pigmente umtun, wie es Semper (89), Weber (95), P. Mayer (58) bereits versucht haben. Ebenso hat Fuchs (20, 22) betont, daß die Pigmente Produkte des Stoffwechsels darstellen, welcher von den äußeren und inneren Existenzbedingungen geändert wird, und zur gleichen Anschauung haben sich auch Keeble und Gamble (40, 41) sowie Doflein (14) bekannt. So sagen die englischen Autoren, daß die Erscheinungen, welche die Pigmente zeigen, nicht ausschließlich durch die Schutzfärbung erklärt werden können. Die Chromatophoren sind Zentren von Stoffwechselkräften, die nicht nur Pigment bilden, sondern auch zerstören und andere Substanzen daraus bilden, deren Funktion wir noch nicht kennen. Gerade mit Bezug auf den blauen Farbstoff, welcher bei vielen Crustaceen vorkommt, fragen Keeble und Gamble, ob nicht vielleicht die blaue Substanz, welche zur Nachtzeit auftritt, und der eine Schutzwirkung nicht zugesprochen werden kann, vielleicht eine besondere Bedeutung für den Stoffwechsel der Tiere hat, wie es in der Tat durch Bauer (2) nachgewiesen wurde. Doflein (14) geht in seinen Hypothesen sogar noch einen Schritt weiter, indem er die Chromatophoren den Drüsen vergleicht, deren Sekret das Pigment sein soll. Ja die Bildung des blauen Pigmentes wäre als ein Fall von innerer Sekretion anzusehen. Doflein hat diese Hypothese, speziell für die Bildung des blauen Farbstoffes, noch weiter ausgesponnen, doch will ich darauf nicht näher eingehen, da sie einstweilen nur Hypothese ist und durch Bauers (2) Versuche bereits überholt ist.

3. Einfluß der Ernährung und chemischer Agentien.

Bei den verschiedenen Versuchen über Umfärbung von *Hippolyte* auf verschieden gefärbten Pflanzen drängt sich unwillkürlich der Gedanke auf, daß die verschiedenen Pflanzenfarbstoffe, welche mit dem Futter aufgenommen werden, die Umfärbung der Tiere bewirken könnten, wenn sie resorbiert werden. Sie brauchen dazu nicht einmal unverändert im Tierkörper abgelagert zu werden, sondern es können dabei nur jene Komponenten resorbiert werden, welche zur Bildung gleichgefärbter Pigmente im Tierkörper

Veranlassung geben. Als Stütze der Anschauung, daß die Umfärbung durch die Pflanzenfarbstoffe der Nahrung herbeigeführt werde, kann die Langsamkeit der Umfärbung in erster Linie angeführt werden. Der Einfluß der Nahrung auf die Tierfärbung und im speziellen auf die Farben der Crustaceen ist schon lange diskutiert worden, seitdem Spence Bate und Westwood (91) angegeben haben, daß die Farbe von *Idotea* durch das Futter beeinflußt werde, indem Tiere, die sich von *Fucus* ernähren, dunkel, schwarz, während die grüne Algen fressenden Tiere grün sein sollen. Möbius (64) glaubt aber, daß die Nahrung keinen Einfluß auf die Färbung habe, weil er sowohl bei schwarzbraunen Tieren, als auch bei einigen gelbbraunen Exemplaren einen blaßgrünen Darminhalt von verschiedenen Pflanzen gefunden hat. Aus der Farbe des Darminhaltes auf die Anteile der Nahrung an der Entstehung der Pigmente schließen zu wollen, erscheint mir ein Unding zu sein, da doch eine Inspektion des Darminhaltes keinen Aufschluß darüber gibt, welche Substanzen bereits resorbiert worden sind und auch gar nicht erkennen läßt, welche Teile noch resorbiert werden dürften. Diese Methode ist zur Entscheidung der uns interessierenden Frage absolut unbrauchbar. Matzdorff (56) stellte Fütterungsversuche an verschiedenen Farbenvarietäten von *Idotea* an, ohne daß sich ein Einfluß der Nahrung auf die Färbung gezeigt hat. „Niemals veränderten die Tiere auch nur im geringsten ihre Farben oder wurden sie einander ähnlich. Es wäre übrigens auch schwer einzusehen, wie die Nahrung auf das Pigment oder auf die Bewegungen der Chromatophoren einen Einfluß ausüben sollte.“ Mir wäre es sehr viel wesentlicher gewesen, zu hören, wie und im besonderen wie lange Zeit und unter welchen sonstigen Bedingungen diese Fütterungsversuche angestellt worden sind, leider fehlen über diese Punkte alle Angaben. Leider sind mit diesen höchst mangelhaften Versuchen unsere Kenntnisse über den Einfluß der Nahrung auf die Färbung der Crustaceen erschöpft, aber ich glaube nicht, daß damit die ganze Frage auch nur im entfertesten entschieden sein kann, sondern hier müssen wieder neue systematische Untersuchungen einsetzen, da die Umfärbungsversuche von Keeble und Gamble an *Hippolyte*, falls sie sich bestätigen sollten, Erfolg verheißend erscheinen.

In seinen letzten Untersuchungen hat Gamble (24) bereits dieses Thema angeschnitten. Seine Untersuchungen ergaben, daß das zuerst entwickelte rote Pigment der Crustaceen unabhängig ist von der Farbe der Pflanze, welche die Mutter frißt; bei in der Dunkelheit gehaltenen Tieren scheint aber eine Beziehung zwischen Futterfarbe und Tierfarbe zu bestehen, die aber keineswegs klargestellt ist. Gamble selbst hält es nicht für sehr wahrscheinlich, daß die Färbung der *Hippolyte* durch die Farbe des Futters beeinflußt wird.

Schmankewitsch (87) hat bei Daphnien Farbenvarietäten beobachtet, die er auf den verschiedenen Salzgehalt der betreffenden Wässer bezieht; so ist *Daphnia rectirostris* in Süßwasser fast farblos, schwach gelblich gefärbt, während die gleiche Art des Chadschibaisalzsees rot ist; ferner sind verschiedene Veränderungen der Farbe je nach dem Salzgehalt des Wassers auch an *Artemia salina* beobachtet worden. Systematische Untersuchungen über die Beeinflussung der Färbung hat jedoch Schmankewitsch nicht angestellt. Dagegen

versuchte MATZDORFF (56) den Einfluß des Salzgehaltes auf die Färbung zu ermitteln, indem er *Idotea* in Salzwässern von 0,66 bis 2,62 Proz. beobachtete, aber keines der Versuchstiere ließ während der 24-stündigen Beobachtungszeit eine Veränderung der Färbung erkennen. Aber auch diese Versuche MATZDORFFS halte ich nicht für beweisend, so daß neue systematische Versuche auch hier sehr erwünscht sind. POUCHET (74, 76) glaubte die Einwirkung des Sauerstoffmangels auf die Färbung zu untersuchen, indem er Crustaceen (*Homarus* und *Palaemon*) in Gefäßen mit Wasser hielt, das mit einer Oelschicht bedeckt war, um den Sauerstoffzutritt aus der Luft zu verhindern. Da aber bei dieser Methodik nicht nur Sauerstoffmangel, sondern auch Kohlendioxydanhäufung stattfinden muß, so kann natürlich von einer Verwertung der wechselnden Resultate keine Rede sein.

Auch andere chemische Agentien wurden auf koloratorischen Effekt geprüft, so schwache Säuren von FOCILLON (15), welche bei *Astacus* eine Rotfärbung hervorbringen, welche FOCILLON auf eine Lösung der blauen kristallinischen Substanz in der Säure bezieht. Den Einfluß von Säuren auf die Bewegung der Chromatophoren von *Idotea* hat MENKE (60) untersucht, indem er zu 50 ccm Seewasser 1 ccm 0,1 Normalsalzsäure zusetzte, worauf eine Expansion der Chromatophoren eintrat, die MENKE auf eine durch den Säurezusatz bedingte Herabsetzung des Stoffwechsels zurückführt. Den Beweis für diesen Zusammenhang der Dinge ist uns MENKE vollkommen schuldig geblieben, zumal eine direkte Wirkung der Salzsäure ohne Stoffwechselveränderung nicht ausgeschlossen ist, und es auch nicht bewiesen ist, daß ein Zusatz von Salzsäure zum Seewasser den Stoffwechsel von *Idotea* herabsetzt, ebensowenig ist bewiesen, daß eine Verminderung des Stoffwechsels die Expansion der Chromatophoren bei *Idotea* bewirkt. Auf Zusatz von Aether zum Seewasser zeigte sich während des Erregungszustandes des Tieres eine Pigmentretraktion, während der Narkose eine Expansion. Offenbar handelt es sich dabei um Einwirkungen des Aethers auf das zentrale koloratorische Nervensystem. MENKE läßt das aber unentschieden, da er eine Herabsetzung des Gesamtstoffwechsels durch Aether für möglich hält, die gleichfalls nach MENKES Meinung zu einer Pigmentexpansion führen würde. Diese gekünstelte Hypothese ist gleichfalls durch keine Tatsachen bewiesen.

Endlich sind auch bei Crustaceen die koloratorischen Wirkungen verschiedener Alkaloide geprüft worden. Curare, Atropin, Digitalin, Nikotin und Morphin zeigen keine Wirkung bei den verschiedenen Crustaceen (*Portunus*, *Carcinus*, *Homarus*, *Cancer pagurus*, *Palaemon* POUCHET, 76; YUNG, 99). Während YUNG vom Strychnin keine Farbenveränderung sah, glaubte POUCHET einen raschen Farbenwechsel bei *Palaemon* beobachtet zu haben, aber es handelt sich in POUCHETS Versuchen nur um eine intensivere Wirkung des dunklen Untergrundes, wobei eventuell zugegeben werden kann, daß das Strychnin infolge der allgemeinen Erregbarkeitssteigerung auch die Wirkung des Untergrundes erhöht. Nur das Santonin ruft nach POUCHET (74, 76) bei *Palaemon* und *Crangon* eine starke andauernde Expansion der Chromatophoren hervor, die auch dann nicht verschwindet, wenn man die vergifteten Tiere auf einen hellen Grund bringt. Erst wenn die Vergiftung wieder abgeklungen ist, reagieren

die Chromatophoren auf den Untergrund. Die Santoninwirkung soll auf einen Zusammenhang zwischen den Chromatophoren und dem Auge hinweisen, da dieses Gift gleichzeitig auf die Chromatophoren und den Opticus wirkt, aber den Beweis für die Opticuswirkung bleibt uns Pouchet leider gänzlich schuldig, es sei denn, daß Pouchet glaubt, daß das Auftreten von Gelbsehen beim Menschen nach Santonin ein Beweis für die Wirkung des Giftes auf den Opticus der Crustaceen sei. Wenn wir das Fazit aus allem ziehen, was wir über die Beeinflussung der Chromatophoren der Crustaceen durch chemische Einflüsse (einschließlich der Ernährung) wissen, so können wir eingestehen, daß es so gut wie nichts ist, und daß hier von neuem aufgebaut und mit einer Versuchstechnik gearbeitet werden muß, die alle anderen Fehlerquellen, insbesondere Licht- und Untergrundwirkungen, ausschließt.

4. Einfluß der Temperatur.

Unter den allgemeinen Lebensbedingungen hat zweifellos die Temperatur einen Einfluß auf die Färbung der Crustaceen. Zwar hat Weismann (96), wie ich schon früher angeführt habe, den Einfluß der Temperaturerniedrigung auf die Blaufärbung der Daphnien entschieden in Abrede gestellt, und Matzdorff (56) tut dies auf Grund seiner Versuche für *Idotea* gleichfalls, aber ich halte weder die Weismannschen Deutungen für richtig, noch Matzdorffs Versuche für beweisend. In einer Versuchsreihe wurde das Wasser allmählich bis 30° erwärmt, in anderen Fällen wurden die Tiere aus einem Wasser von 12° in ein solches von 25 oder 30° übertragen. Im letzteren Falle starben die Tiere binnen kurzer Zeit; außerdem wurden die Tiere in Wasser bis auf 4° abgekühlt, indem eine Kältemischung von Glaubersalz und Salzsäure dem Wasser, in dem die Tiere sich befanden, zugesetzt wurde. In allen Versuchen wurden die Tiere niemals längere Zeit beobachtet. Ueber die Beleuchtungs- und Untergrundverhältnisse der Gefäße, in denen sich die Tiere befanden, werden gar keine Angaben gemacht, so daß diese Versuche mit ihren ganz unübersichtlichen Bedingungen vollkommen unbrauchbar sind, um irgendwelche Schlüsse daraus zu ziehen. Aber Matzdorff gibt, wie schon erwähnt, selbst an, daß der Farbenwechsel im Sommer leichter erfolgt als im Winter, und daß bei 10° kein sicherer Farbenwechsel zu erzielen ist.

Auch Menke (60) hat den Einfluß der Temperatur auf die Expansion und Retraktion der Chromatophoren bei *Idotea* untersucht und fand bei Steigerung der Temperatur bis zu 25° eine Ballung des Pigmentes, dagegen über 25° eine Expansion; beim Abkühlen zur Ausgangstemperatur tritt wieder Expansion ein. Menke führt auch diese Veränderungen auf die Veränderungen des Stoffwechsels zurück, indem er annimmt, daß der Stoffwechsel bei Erhöhung der Wassertemperatur bis 25° steigt, bei weiterer Temperatursteigerung aber sinkt. Die Stoffwechselsteigerung bewirkt Retraktion, die Verminderung Expansion der Chromatophoren. Der von Menke angenommene Zusammenhang wäre ja als wärmeregulatorische Einrichtung möglich, ja sogar höchst zweckmäßig. Nur ist uns Menke für seine Erklärung den Beweis vollkommen schuldig geblieben. Vor allem müßte der Beweis erbracht

werden, daß *Idotea* eine Temperaturgrenze des Stoffwechsels bei 25° hat, was eine ganz willkürliche Annahme ist. Ferner sind andere Erklärungen ebenso wahrscheinlich, denn mit der Temperaturzunahme tritt eine Steigerung der Reizbarkeit des Nervensystems ein, während bei höheren Temperaturen (vielleicht 25°) dann eine Wärmelähmung eintritt. Außerdem ändert sich bei steigender Temperatur der osmotische Druck des Seewassers infolge der Zunahme der Dissoziation der einzelnen Salzmolekeln, so daß osmotische Reizungen auch mit in Betracht kommen. Es ist also in Menkes Versuchen keineswegs bewiesen, daß die durch die Temperatur hervorgebrachten Aenderungen des Gesamtstoffwechsels die primären direkten Ursachen für die Pigmentverschiebungen in den Chromatophoren sind.

Den vorher angeführten negativen Angaben steht auch die Beobachtung Jourdains (37) gegenüber, daß der Farbenwechsel von *Nica* bei Temperaturen von 5—6° sehr verlangsamt wird, und daß bei 0° die Chromatophoren sich vollständig retrahieren, so daß die vorher gefärbten Tiere, auch wenn sie augenlos waren, vollkommen farblos werden. Auch Keeble und Gamble (23, 41) geben an, daß *Hippolyte* in Wasser von 32° C (90° F) ihre Farbe langsam ändert, so daß die Farbenänderungen gezeichnet werden konnten. Durch Licht blau gefärbte aufgehellte Exemplare zeigen in 15,5° warmem Wasser binnen 5 Minuten eine grünbraune Färbung, in 8° warmem Wasser wird die Blaufärbung zunächst nicht verändert; 35° warmes Wasser tötet das Tier, konserviert aber die intensive Blaufärbung stundenlang. Wird ein solches Tier in kaltes Wasser gebracht, so beginnt nach 35 Minuten die Blaufärbung abzublassen und ist im Verlauf einer Stunde verschwunden. Doflein (14) hat bei *Leander xiphias*, die in 5—8° kaltem Wasser und in der Dunkelheit gehalten wurden, nach 2—3 Tagen eine „knallblaue“ Färbung auftreten sehen, dann gingen die Tiere zugrunde. Die Gewebe und Chromatophoren waren von dem blauen Farbstoff vollkommen imprägniert, während die anderen Farbstoffe vollkommen retrahiert waren. Leider läßt der Versuch, wie Doflein selbst erwähnt, keine Schlüsse zu, ob die Blaufärbung als Wirkung der Temperaturerniedrigung, oder Dunkelheit, oder als Kombinationswirkung beider Faktoren anzusehen ist. Megušar (59) beschreibt bei *Gelasimus*, *Potamobius*, *Palaemonetes* eine Expansion der Chromatophoren bei plötzlichem Zusatz von warmem Wasser zum Aquariumwasser; nach Zusatz von kaltem Wasser tritt eine Retraktion ein. Aber auch hier ist nicht erwiesen, ob es sich um direkte Temperaturwirkungen auf die Chromatophoren handelt oder Retraktionseinflüsse des Nervensystems entweder auf Temperatur- oder osmotische Reize. Jedenfalls zeigen aber die positiven Angaben, daß Farbenveränderungen durch Temperatureinflüsse wahrscheinlich sind. Eine endgültige Klärung dieser interessanten Fragen ist aber nur von neuen Versuchen zu erwarten, die namentlich mit Rücksicht auf das Verhalten des blauen Pigmentes von wesentlicher Bedeutung sein werden.

5. Postmortale Veränderungen.

Wie bei den Cephalopoden postmortale Farbenänderungen auftreten, so werden auch bei den Crustaceen während des Absterbens und nach dem Tode des Tieres noch Farbenänderungen wahrgenommen. Die Chromatophoren überleben noch eine ziemlich beträchtliche Zeit, wie bereits Pouchet (76) als wahrscheinlich angegeben hatte. Bauer (1) konnte an isolierten Hautstücken von *Idotea*, die in gut durchlüftetem Seewasser gehalten wurden, mehrere Stunden eine unveränderte Farbe beobachten, dann beginnen aber die Absterbeerscheinungen, die Haut wird trübe und die Chromatophoren retrahieren sich. Die noch überlebenden isolierten Chromatophoren zeigen keine Retraktion auf Veränderung des Untergrundes. Auch Keeble und Gamble (41) haben die Reaktion der Chromatophoren isolierter Hautstücke von *Palaemon* und *Hippolyte* auf Licht beobachtet. Bei *Homarus* expandieren die roten Chromatophoren im Augenblicke des Todes, ebenso wird *Palaemon* im Tode rot, durch Zerstörung des blauen Pigmentes, infolge der postmortalen Säurebildung (Pouchet, 76). Ferner wurden postmortale Farbenveränderungen von Doflein (14) beobachtet an *Leander*, die in Wasser liegen gelassen wurden oder in Alkohol gelegt wurden. Die Tiere blassen zuerst ab, werden später wieder dunkel, doch sind dann alle Farbentöne verschwunden bis auf Rot, das allein übrig bleibt, das in Alkohol nach langer Zeit auch noch schwindet.

Auch Krankheit hat gewisse Farbenveränderungen zur Folge, *Astacus* wird rot oder blau (Focillon, 15), bei *Phronima* retrahieren sich die Pigmentzellen vollständig, so daß das Tier durchsichtig erscheint; diese Retraktion tritt auch beim sterbenden Tier auf (Minkiewicz, 63).

6. Einfluß des Nervensystems.

Die Beziehungen zwischen dem Nervensystem und den Chromatophoren sind bei den Crustaceen noch sehr wenig studiert. Es liegt dies offenbar daran, daß die üblichen Experimentalmethoden der Physiologie sich hier nur schwer anwenden lassen und operative Eingriffe am zentralen und peripheren Nervensystem ohne große Nebenverletzungen nicht ausführbar sind und von den Tieren sehr schlecht vertragen werden, so daß sie bald an den Folgen der Operation zugrunde gehen.

Zunächst wurden von Pouchet (74, 76) elektrische Reizungen mit Induktionsströmen an *Palaemon* und *Homarus* ausgeführt, ohne daß konstante Erfolge erzielt wurden. Doch konnte bei einem jungen roten Hummer durch Einwirkung des elektrischen Stromes eine Grünfärbung hervorgerufen werden, die nach Aufhören der elektrischen Reizung der ursprünglich vorhandenen Rotfärbung wieder Platz macht. Auch direkte elektrische Reizung der roten Chromatophoren unter dem Mikroskop erwähnt Pouchet (76), bei der die Chromatophoren ihre Fortsätze einziehen und endlich kugelförmig werden. Dann erfolgt aber eine sehr rasche Expansion, welche durch verstärkte Reizung nicht aufgehalten werden kann. Embryonen erblassen bei elektrischer Reizung. Außer Pouchet haben nur noch Gamble und Keeble (23) elektrische Reizungen an

Hippolyte ausgeführt. Wurde ein durch Licht aufgehelltes und blaues Tier 40—60 Sekunden mit starken Induktionsströmen gereizt, so war eine augenblickliche Wirkung nicht zu konstatieren, aber beim Liegenlassen in Wasser verlieren die Tiere schneller ihre Durchsichtigkeit und Nachtfarbe als ungereizte Tiere. Grüne Arten werden nach 30 Sekunden langer Reizung mit dem konstanten Strom innerhalb einer halben Stunde braun.

Die sonst so lehrreichen Versuche über den Erfolg der Nervendurchschneidung haben leider bei Crustaceen bisher keine verwertbaren Resultate ergaben. Matzdorff (56) sowie Menke (60) sahen nach Bauchstrangdurchschneidung an *Idotea* keinen sicheren Erfolg. Dagegen soll nach Durchschneidung eines Rückensegmentes ohne Verletzung des Rückengefäßes eine dauernde Expansion der Chromatophoren eintreten (Menke, 60). Da es sich hier um eine sehr eingreifende Operation handelt, so könnte der Erfolg des Eingriffes als eine allgemeine Shockwirkung angesehen werden. Pouchet (76) hat an *Palaemon* die Nerven durchschnitten, welche das Rückengefäß begleiten. Als Folge dieser Operation beschreibt Pouchet ein vollständiges Erlöschen des Farbenwechsels, ob am ganzen Körper oder bloß an einzelnen Teilen ist nicht gesagt; ferner tritt eine milchige Trübung der Gewebe auf, die ja auch von Doflein (14) und Bauer (2) erwähnt wird. Durchschneidung des dorsalen Gefäßes zwischen den Schwanzsegmenten hat manchmal einseitige Lähmung der Chromatophoren zur Folge. Der Versuchsbericht Pouchets ist aber dermaßen unklar, daß ich nicht weiß, ob Pouchet die Retraktion der Chromatophoren hinter der Durchschneidungsstelle oder die Expansion vor der Operationsstelle als Erfolg des Eingriffes ansieht. Da Pouchet von Lähmung spricht und eine amöboide Beweglichkeit der Chromatophoren annimmt, so wird er wohl die Retraktion des Pigmentes als Lähmung und auch als Erfolg der Operation ansehen. In manchen Fällen war die Operation ohne jeden Erfolg. Ich vermute, daß Pouchet bei diesen Gefäßdurchschneidungen zufällig manchmal koloratorische Nerven mit durchschnitten hat, manchmal eben nicht, so daß nichts anderes übrigbleibt, als alle Versuche von neuem und sorgfältiger zu wiederholen. Mayer (57) hat an einer nicht näher angegebenen Isopodenart den Bauchstrang in der Höhe des 5. Brustfußpaares durchschnitten und darauf Verlust des Farbenwechsels beobachtet, aber Mayer selbst erklärt diese chromatische Unempfindlichkeit als eine Folge des intensiven allgemeinen Shockes, der nach wenigen Stunden zum Tode führt. Gamble und Keeble (23) haben Hippolyten durch einen Schnitt in eine vordere und hintere Hälfte geteilt. Bei Reizung der vorderen oder hinteren Hälfte des grünen Tieres tritt Braunfärbung ein. Daraus schließen die Autoren, daß der faradische Strom entweder durch die Bauchstrangganglien oder direkt auf die Chromatophoren wirkt, aber nicht durch das cerebrale Zentrum, weil bei den Reizversuchen die Schwanzhälfte früher dunkel wird als die Kopfhälfte.

In anderen Versuchen wurde der Bauchstrang hinter dem Buckel in der Mitte des Abdomens bei aufgehellten blaugefärbten Nachttieren durchschnitten. Nach der Operation wurden die Tiere in eine weiße Schüssel gesetzt. An der Schwanzregion verschwand zuerst fast unmittelbar nach der Operation die Nachtfärbung, dann an

der Kopfregion, während der Mittelkörper noch nach einer halbstündigen Belichtung seine Nachtfärbung behielt. Die Erklärung, die Gamble und Keeble für diesen Versuch geben, ist für mich schwer verständlich gewesen; wenn ich die Autoren richtig verstanden habe, so soll der Shock nach der Durchschneidung den Tonus der Chromatophoren für die Retraktion der roten und gelben Pigmente hemmen, weshalb sich die peripheren Teile rasch erholen, indem an diesen Teilen die gelben und roten Pigmente expandieren. In den mittleren Körperregionen sollen hingegen besondere Verbindungen der Chromatophoren mit dem Nervensystem bestehen, die die Langsamkeit der Erholung erklären. Leider geben die Autoren nicht an, welcher Art die nervösen Mechanismen und Verknüpfungen sein sollen. Mir scheint eine wesentlich einfachere Erklärung dieser intensiveren Störung des Farbenwechsels an dem Mittelstück, d. h. in der Nachbarschaft der Operationsstelle, möglich zu sein, ich vermute, es handelt sich um Nebenverletzungen der inneren Organe und etwaige damit verbundene Reizungen und Nebenverletzungen größerer Strecken des Bauchstranges, wodurch die chromatische Funktion dieser Regionen schwer geschädigt ist. Im Schwanzteil sind solche Nebenverletzungen nicht so umfangreich, weil die Hauptorgane nach vorn (kopfwärts) gelegen sind.

Fröhlich (19) hat bei *Palaemon* die zu einem Bein führenden Nerven möglichst zentral durchschnitten. Nach der Durchschneidung geraten die Chromatophoren des Beines in Expansion, der Tonus der Chromatophoren ist vernichtet, die distalen Partien der Beinabschnitte erscheinen dunkelrot gebändert mit einer peripher davon gelegenen homogenen hochgelben Zone. Gerade die Versuche der neueren Autoren ermuntern zu weiteren operativen Studien über das koloratorische Nervensystem der Crustaceen, da noch vieles zu tun übrig bleibt, denn Gambles und Keebles Versuch hat nur Fragen angeschnitten, ohne sie zu beantworten.

Ueber die chromatische Funktion des eigentlichen Gehirnes, der Schlundganglien und ihrer Verbindungen, sind wir ganz im unklaren. Es hat zwar Yung (99) außer Durchschneidungsversuchen am Bauchstrang, den Thoraxganglien, auch solche an verschiedenen Abteilungen der Schlundganglien bei *Palaemon*, *Carcinus*, *Portunus*, *Cancer pagurus* angestellt, aber nirgends ist eine Beobachtung angeführt, die erkennen ließe, daß wesentliche Farbenveränderungen aufgetreten seien.

Trotzdem unsere tatsächlichen Kenntnisse über den Einfluß des zentralen Nervensystems auf die Chromatophoren als sehr mangelhafte bezeichnet werden müssen, so zweifelt die Mehrzahl der Forscher doch nicht an der Wichtigkeit seines Einflusses auf die Färbung. Ja, Gamble und Keeble (23) schreiben die Erhaltung der normalen Färbung und Zeichnung, welche der Umgebung angepaßt sind, dem Zentralnervensystem zu. Obwohl es auch Reize gibt, die ohne Vermittelung der optischen Bahnen wirken, so ist doch bei den Crustaceen die Hauptwirkung auf die Färbung auf dem Wege der optischen Bahnen durch das Gehirn vermittelt. Der adäquate Reiz für diese Erregungsvorgänge ist das Licht, dessen Einwirkung wir in dem folgenden Abschnitt studieren werden.

7. Einfluß des Lichtes.

Das Licht ist der wichtigste und wirksamste Reiz für das Chromatophorensystem. Wenn wir aber Klarheit über die Lichtwirkung erlangen wollen, dann muß vor allem die Wirkung der Intensität und des Untergrundes scharf voneinander geschieden werden, was leider in den Versuchen der früheren Autoren nicht geschehen ist. Es ist ein ganz besonderes Verdienst von Keeble und Gamble, diese beiden Faktoren getrennt auf ihre koloratorische Wirkung untersucht zu haben. Endlich ist bei der Lichtwirkung auch noch der Anteil der Augen an dem Zustandekommen der Lichtwirkung zu ermitteln. Alle diese Untersuchungen können aber zu widersprechenden Resultaten führen, wenn dem periodischen Tag- und Nachtfarbenwechsel der einzelnen Crustaceen, der gleichfalls von Keeble und Gamble zuerst genau studiert wurde, nicht die erforderliche Aufmerksamkeit geschenkt wird.

a) Der periodische Farbenwechsel.

Der Tag- und Nachtfarbenwechsel ist zuerst von Jourdain (37) bei *Nica* beobachtet worden, aber die folgenden Untersucher, vor allem Pouchet (76), bestritten lebhaft, das Vorhandensein einer besonderen Nachtfärbung, ja Pouchet geht sogar so weit, daß er behauptet, die Crustaceen könnten die künstliche Dunkelheit, welche auf die Pigmentzellen einen Einfluß ausübt, von der natürlichen Dunkelheit, welche wirkungslos ist, unterscheiden. Auch Matzdorff (56) leugnet den Tag- und Nachtfarbenwechsel bei *Idotea.* In den letzten Jahren ist aber der periodische Farbenwechsel zweifellos festgestellt worden, von Keeble und Gamble (23, 39, 41) sowie Minkiewicz (62) an *Hippolyte, Palaemon*, Mysiden, *Pandalus*, von Bauer (1) und Menke (60) an *Ideotea* und von Doflein (14) sowie Fröhlich (19) an *Leander* = *Palaemon*, sowie von Degner (11) an *Crangon,* endlich von Megušar (59) an *Gelasimus*, *Palaemonetes* und *Palaemon.* *Potamobius* hat einen sehr schwachen periodischen Farbenwechsel. Bei Eintritt der Dämmerung entwickelt sich allmählich die Nachtfarbe, indem z. B. bei *Hippolyte* als Vorläufer eine rote Dämmerungsfarbe erscheint, die durch eine grüne Zwischenstufe in die eigentlich blaue Nachtfarbe übergeht, bei welcher die Intensität des Blau sehr wechseln kann. Da zur Nachtzeit sich das rote und gelbe Pigment vollkommen retrahieren, so tritt gleichzeitig mit der Blaufärbung eine hochgradige Transparenz des ganzen Tieres auf. Häufig kann man sehen, daß die maximal retrahierten Chromatophoren nur noch dunkle Punkte darstellen; es ist ein dunkelrotes Zentrum mit einem hellgelben Fleck vorhanden, das ganz von blauem Pigment eingehüllt erscheint (Fig. 50—52). In einigen Fällen verschwindet sogar das blaue Netzwerk, so daß eine durchsichtige schwach graue Färbung allein auftritt. Diese Nachtfarbe hält bis zur Morgendämmerung an, wo sie allmählich verschwindet, und die Tiere die Tagfärbung wiedererlangen. Dieser periodische Farbenwechsel wird sowohl durch die Jahreszeit und die besonderen atmosphärischen, als auch Laboratoriumsbedingungen beeinflußt. So tritt die Nachtfarbe bei Tieren, die in weißen, mit Musselin bedeckten Porzellanschüsseln gehalten werden, früher ein, als wenn sich die Versuchstiere in Glasgefäßen befinden;

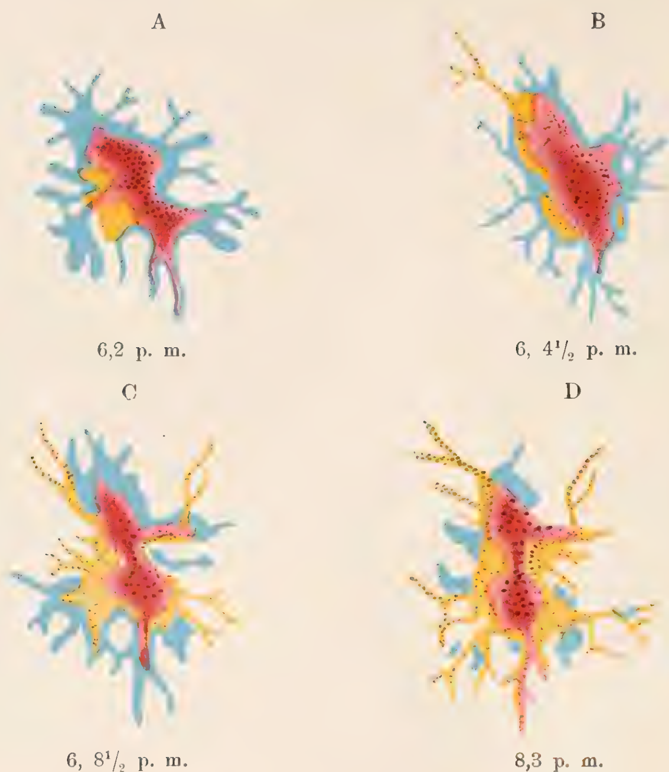


Fig. 56. *Hippolyte varians.* Allmähliche Wiederausbreitung des gelben und roten Pigmentes und Retraktion des blauen Pigmentes infolge Belichtung des nachtfarben gewordenen Tieres. Vier Stadien derselben Chromatophore von 6,2 Uhr bis 8,3 Uhr abens. (Nach Gamble und Keeble.)



Fig. 51.



Fig. 52.

Fig. 51. *Hippolyte varians.* Chromatophore eines nachtfarbigen Tieres mit starker Retraktion des roten und gelben Pigmentes, starke Expansion des blauen. (Nach Gamble und Keeble.)

Fig. 52. *Hippolyte varians.* Vollkommen nachtfarbiges Tier mit geringer Expansion des blauen und geringer Retraktion des roten Pigmentes, wie es im Winter häufig vorkommt. (Nach Gamble und Keeble.)

im ersteren Falle bleibt auch die Nachtfarbe länger erhalten als im letzteren. Man kann die Nachtfarbe auch künstlich erzeugen, wenn man die Tiere namentlich am Abend in weißen Porzellanschüsseln einer starken Belichtung, z. B. durch Gasglühlicht, aussetzt. Diese Beobachtung von Keeble und Gamble wurde auch von Doflein (14) für *Leander* bestätigt. Aber diese durch Licht nachtfarben gemachten Tiere unterscheiden sich von den durch die Dunkelheit nachtfarbig gewordenen durch ihre geringe Empfindlichkeit auf Licht. Denn bei den auf natürliche Weise nachtfarben gewordenen Tieren genügt schon das Zwielicht der Dämmerung oder in manchen Fällen ein Blitzlicht, um die Nachtfarbe zum Verschwinden zu bringen. Der periodische Farbenwechsel ist bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der Intensität der Beleuchtung, denn in einer Versuchsreihe zeigten ständig in der Dunkelheit gehaltene Versuchstiere genau den gleichen periodischen Tag- und Nachtfarbenwechsel wie dem Tageslicht ausgesetzte Kontrolltiere, ebenso verhielten sich durch Amputation der Augen geblendete Tiere, nur verlief bei ihnen der Farbenwechsel langsamer. Aber bei sehr langer kontinuierlicher Einwirkung der Dunkelheit wird die Periodizität allmählich unterdrückt, es kommt schließlich eine sehr starke Lichtempfindlichkeit zustande. In einer anderen Versuchsreihe wurden Hippolyten dauernd bei konstantem Licht (elektrisches Glühlicht) gehalten. Aber auch bei diesen Tieren trat die periodische Tag- und Nachtfärbung auf. Es zeigt sich also eine weitgehende, wenn auch nicht vollkommene Unabhängigkeit des periodischen Farbenwechsels von der Intensität des Lichtes. Da nun auch Larven bereits diesen periodischen Farbenwechsel zeigen, so nehmen Keeble und Gamble an, daß es sich um einen vererbten Rhythmus handle, wobei die Nachtfarbe durch einen besonderen nervösen Zustand des Tieres hervorgerufen wird, weil zur Nachtzeit auch die Herzfrequenz wesentlich zugenommen hat, und der Stoffwechsel (Auftreten von Säure) sehr verschieden zu sein scheint gegenüber jenem während des Tages.

Zu im wesentlichen übereinstimmenden Resultaten ist auch Menke (60) bei seinen Versuchen über den periodischen Farbenwechsel an *Idotea* gelangt, selbst nach 33-tägiger ununterbrochener Dunkelheit konnte noch die Periodizität, wenn auch etwas schwächer, beobachtet werden, sodaß für den Umfang der Reaktion der tägliche Wechsel der Lichtintensität von nicht zu vernachlässigendem Einfluß ist. Das zeigen auch die Versuche, bei denen Tiere, welche lange Zeit in dauernder Dunkelheit gehalten wurden, dann unter normalen Bedingungen eine Verstärkung des periodischen Farbenwechsels erkennen lassen. Dagegen ist der von Menke mitgeteilte Versuch, welcher das Weiterbestehen des periodischen Farbenwechsels bei konstanter Beleuchtung beweisen sollte, durchaus nicht deutlich, denn in diesem Versuch sind zwar Schwankungen im Expansionszustand der Chromatophoren vorhanden, aber keineswegs so, daß die regelmäßige Tag- und Nachtfärbung zu erkennen wäre, denn oft sind die Versuchstiere abends dunkler als am Tage, und außerdem zeigen die beiden Versuchstiere unter den gleichen Versuchsbedingungen oft das entgegengesetzte Verhalten, so daß dieser Versuch als Beweis dafür, daß der periodische Farbenwechsel auch bei konstanter Belichtung weiter besteht, unbrauchbar ist.

Um zu zeigen, daß auch der Wechsel der Beleuchtung für das Zustandekommen des periodischen Farbenwechsels von Bedeutung ist, versuchte Menke, einen dem normalen Rhythmus entgegengesetzten hervorzurufen, indem er die Versuchstiere bei Tag verdunkelte und nachts erleuchtete. Die Umkehr des Rhythmus gelingt nur bis zu einem gewissen Grade, denn die Versuchsprotokolle zeigen doch manche Unregelmäßigkeiten. Werden nun die Tiere mit dem neuen umgekehrten Rhythmus in dauernde Dunkelheit gebracht, so verliert sich allmählich der neue Rhythmus, und der ursprüngliche normale Rhythmus kehrt zurück. Menke hat auch versucht, an Stelle des normalen 12-stündigen Rhythmus einen solchen von 6 Stunden zu erzeugen. Das veröffentlichte Protokoll läßt mich aber keinen deutlichen 6-stündigen Rhythmus erkennen. Menke selbst hält die Erzeugung für schwieriger, außerdem ist der neue Rhythmus nach Aufhören der periodischen Beleuchtung nur von ganz kurzer Dauer.

Aus allen Versuchen geht hervor, daß der normale Rhythmus durch innere Ursachen (Stoffwechselperiodizität) hervorgebracht ist, aber bis zu einem gewissen Grade durch den Wechsel der Lichtintensität reguliert wird.

Bei *Gelasimus*, *Palaemonetes* und *Palaemon* hat Megušar (59) eine künstliche Umkehr des periodischen Farbenwechsels erzielt, wenn er die Tiere tagsüber verdunkelte und während der Nacht beleuchtete. Bei *Pandalus* wechselt die Tagfarbe zwischen Grün und Rot, zur Nacht wird das Tier transparent und farblos oder schwach gelblich. *Idotea* (Bauer, 1) ist bei Tag im Aquarium, das einen Sandboden hat, mittelgrau, die Chromatophoren sind mäßig expandiert, sternförmig. Mit Eintritt der Dunkelheit wird das Tier durchsichtig, die Chromatophoren sind punktförmig retrahiert und bleiben es bis zum Anbruch des Tages. *Crangon* (Degner, 11) zeigt nachts im Gegensatz zu allen anderen Crustaceen eine Expansion des schwarzen Pigmentes, während das weiße beträchtlich retrahiert ist. Da dieser periodische Farbenwechsel auch an geblendeten Exemplaren zu beobachten ist, so hält Degner die Nachtfärbung nicht einfach für eine durch die Intensitätsabnahme des Lichtes allein hervorgerufene, sondern auch aus inneren Ursachen bedingte, ohne daß er über diese Ursachen sich besonders äußert. *Gelasimus*, *Palaemonetes* und *Palaemon* (Megušar, 59) werden bei Tag dunkel und bei Nacht hell.

b) Wirkung der Belichtung und Verdunkelung.

Wenn wir die Wirkung des Lichtes auf die Färbung des Tieres untersuchen wollen, so müssen wir zunächst den Effekt der Belichtung des ganzen Tieres scharf trennen von der Einwirkung des Lichtes auf die Chromatophoren selbst, denn im ersten Falle handelt es sich um komplizierte Wirkungen auf den nervösen optischen Apparat, der reflektorisch Farbenwirkungen auszulösen vermag, die sich keineswegs mit der direkten Lichtwirkung auf die Chromatophoren zu decken brauchen. In der Tat zeigen die Crustaceen ein solches verschiedenes Verhalten je nach dem Angriffspunkt des Lichtes, wie aus den Untersuchungen von Keeble und Gamble unzweideutig hervorgeht. Ferner ist der Untergrund, auf dem die Lichtwirkung zustande kommt, von ausschlaggebender Bedeutung.

Schon der erste Beobachter des Farbenwechels der Crustaceen, Kröyer (46), erwähnt, daß zuvor dunkelgrüne Hippolyten in einem

Glasgefäß hell-grünblau wurden. Eine solche Aufhellung der Versuchstiere im diffusen Tages- oder direkten Sonnenlicht haben beschrieben: F. MÜLLER (66) für *Atyoidea potimirium* und *Palaemon poranga*, die glashell werden, MALARD (54) bei *Hippolyte*, JOURDAIN (37) bei *Nica edulis*, MATZDORFF (56) bei *Idotea*, KEEBLE und GAMBLE (23, 40, 41, 43) bei *Hippolyte*, *Palaemon* sowie Mysiden, DOFLEIN (14) und FRÖHLICH (19) bei *Palaemon* = *Leander*. Die nähere Untersuchung der Farbenveränderung bei *Hippolyte* und *Palaemon* hat nun ergeben, daß infolge der Einwirkung des Lichtes die roten sowie gelben Chromatophoren ihr Pigment in die Zentra retrahieren, wobei die vom roten Pigment freien Aeste der Chromatophoren blaues Pigment in verschiedener Menge enthalten. Da das rote Pigment stärker retrahiert wird als das gelbe, so können durch Mischung von Gelb und Blau grüne Töne zustande kommen, solange das gelbe Pigment noch nicht vollständig retrahiert ist. Da das blaue Pigment als ein Umwandlungsprodukt des roten angesehen wird, so nehmen KEEBLE und GAMBLE (41) an, daß das Licht nicht nur eine bildende, sondern auch eine zerstörende Wirkung auf das Pigment ausübt. Bei einem bestimmten Lichtoptimum erreicht die Pigmentproduktion ihr Maximum, bei weiterer Verstärkung des Lichtes nimmt die Produktion ab, und es überwiegt dann die Zerstörung. Bei der Verschiedenartigkeit des Baues der Chromatophoren an ein und demselben Individuum kann es uns nun nicht wundernehmen, daß die verschiedenen Chromatophorengruppen auf einen gegebenen Lichtreiz nicht gleich stark reagieren, ja innerhalb der einzelnen Gruppen sind zwischen den einzelnen Zellen wieder Reaktionsverschiedenheiten aufzufinden.

Während das rote und gelbe Pigment sich bei Belichtung des Tieres retrahieren, verhält sich das in den Chromatophoren vorhandene bewegliche Fett ganz wie das blaue Pigment. Schon durch sehr schwaches Licht wird das Fett infolge der Endoplasmaströmung zunächst in die größeren und endlich in die feinsten Verzweigungen des Chromatophorensystemes geführt.

Es scheint aber dieses Verhalten der Lichtreaktion kein bei allen Crustaceen gültiges zu sein, denn POUCHET (76) beschreibt, daß zwei in der Dunkelheit blau gewordene Hummern bei Einwirkung des Lichtes rot geworden sein sollen, was doch nur möglich wäre infolge einer Zerstörung des blauen und einer starken Expansion des roten Pigmentes, doch scheint mir der Versuch nicht ganz beweisend zu sein, da man aus POUCHETS Darstellung keinen genügenden Einblick in die ganze Anordnung des Versuches gewinnen kann. Ferner gibt HALLER (28) an, daß die weißen Chromatophoren von *Protella phasma* im Lichte expandieren. MEGUŠAR (59) glaubt die widersprechenden Angaben der Autoren seien dadurch bedingt, daß sie nicht lange genug beobachtet haben. Nach seinen Versuchen an *Gelasimus*, *Potamobius*, *Palaemonetes* und *Palaemon* bewirkt eine plötzliche starke Belichtung eine starke Retraktion des Pigmentes, aber nach längerer Einwirkung tritt eine Expansion des Pigmentes ein. Endlich hat MINKIEWICZ (63) keinen Erfolg des Lichtes bei *Phronima sedentaria* beobachten können.

In der Dunkelheit haben eine Expansion der Chromatophoren beobachtet Jourdain (37) an *Nica* (Rotwerden), Malard (54) an *Hippolyte*, *Virbius varians* (Rotwerden), Matzdorff (56) an *Idotea* (Dunkelwerden). Aber alle diese Experimente sind wahrscheinlich durch zufällige Versuchsfehler getrübt, sicher kann man das nach den Untersuchungen von Keeble und Gamble für Malards Angabe und nach den Untersuchungen von Bauer für Matzdorffs Befunde sagen. Wie schon in den Ausführungen über den periodischen Farbenwechsel erwähnt wurde, zeigen nach Keeble und Gamble (41) *Hippolyte*, *Macromysis* und *Palaemon* in der Dunkelheit eine starke Retraktion der Pigmente in die Zentra der Chromatophoren, die als kleine Flecke erscheinen, während der Körper transparent wird. Bei sehr lange andauernder Dunkelheit erleidet aber das Pigment von *Hippolyte* deutliche Veränderungen (Keeble und Gamble, 43). Das gelbe Pigment verschwindet ganz, das rote bleibt noch einige Zeit bestehen, verschwindet aber später auch, schließlich sind die Chromatophoren farblos und vollkommen frei von Fett sowie Pigment. In der Dunkelheit ist das Fett im Zentrum der Chromatophore als eine flache körnige Masse angehäuft, es liegt in flachen Schollen zu unterst unter dem gelben und roten Pigment. Für *Palaemon* = *Leander* scheinen die Wirkungen der lange dauernden Dunkelheit etwas andere zu sein. Denn Doflein (14) und Fröhlich (19) haben bei *Palaemon* nach lange dauernder Dunkelheit (in den Versuchen von Doflein 3—4 Wochen) eine deutliche Rotfärbung infolge starker Expansion der roten Chromatophoren gesehen, die besonders an den roten Chromatophoren des Magens und Darmes hervortrat (Doflein). Der gelbe Farbstoff tritt an Menge wesentlich zurück oder kann ganz verschwinden, und der blaue Farbstoff fehlt ganz oder ist nur in geringer Menge vorhanden. Meiner Meinung nach braucht hier kein prinzipieller Unterschied gegenüber *Hippolyte* vorzuliegen, die ja auch bei längerer Dunkelheit ein rotes Stadium aufweist. Vielleicht braucht das Verschwinden des roten Pigmentes bei *Palaemon* nur noch längere Zeit als bei *Hippolyte*, so daß bei noch längerer Ausdehnung der Experimente Dofleins und Fröhlichs schließlich auch das rote Pigment geschwunden wäre, worüber weitere Versuche zu entscheiden haben werden. Auch Faxon sieht die rote Farbe der Tiefsee-Crustaceen als Folge der Dunkelheit an.

Für *Crangon* und *Homarus* gibt Pouchet (76) ein vollständiges Erblassen in der Dunkelheit an, die roten und violetten Chromatophoren waren vollkommen retrahiert, auch die weißen Chromatophoren von *Protella phasma* ziehen sich nach Haller (28) in der Dunkelheit vollkommen zusammen, wodurch das Tier dunkel erscheint.

Durch die Untersuchungen Bauers (1) an *Idotea* ergibt sich nun, daß dieses Tier bei völliger Dunkelheit eine mittelgraue Färbung aufweist, welche durch einen mittleren Expansionszustand der Chromatophoren erzeugt wird. Wenn man ein maximal helles und ein maximal dunkles Tier in vollständige Dunkelheit bringt, der Untergrund ist dabei vollkommen gleichgültig, so wird das helle Tier allmählich dunkler, während das dunkle Tier allmählich heller wird, bis endlich beide Tiere den mittelgrauen Zustand erreicht haben und nicht mehr voneinander unterschieden werden können. Diesen mittelgrauen Zustand zeigen die Tiere auch bei Tag, wenn sie in einem

Aquarium gehalten werden, dessen Boden mit Sand bedeckt ist. Dieser mittlere Expansionszustand der Chromatophoren ist nach Bauer der Ruhezustand, sowohl die weitere Expansion, wie die Retraktion sind aktive Phasen, welche infolge Einwirkung des Lichtes durch Vermittlung des optischen Apparates hervorgebracht werden. Auf die Chromatophoren selbst soll das Licht nicht wirken.

c) Direkte photische Reizbarkeit der Chromatophoren.

Die Frage der direkten Reaktion der Chromatophoren auf Licht hat die Autoren schon lange beschäftigt und Jourdain (37) schloß auf eine direkte Lichtreaktion der Chromatophoren, weil eine geblendete rot gefärbte *Nica* im hellen Licht durch Retraktion des roten Pigmentes hell wurde. Aber dieser Schluß ist vollständig unbegründet, da ja noch das ganze periphere und zentrale Nervensystem vorhanden war, auf welche das Licht einen Einfluß ausüben konnte und dadurch indirekt die Chromatophoren beeinflussen konnte. Dieser Schluß ist um so gerechtfertigter, weil das Nervensystem der Crustaceen überall auch in seinen peripheren Teilen Pigmentzellen enthält, und wir durch die Untersuchungen Hertels (33) am Bauchstrang des *Sipunculus* wissen, daß die Pigmentzellen als Sensibilisatoren der Nervenfasern für Lichtreize anzusehen sind. Aus dem Jourdainschen Versuch könnte demnach nichts weiter gefolgert werden, als daß auch augenlose Tiere auf Belichtung zu reagieren scheinen. Da Matzdorff (56) für seine Behauptung, daß die Chromatophoren von *Idotea* auf Licht nicht direkt reagieren, sondern die Reaktion nur durch die Augen hervorgebracht wird, jeden Beweis schuldig geblieben ist, so brauchen wir uns mit dieser Angabe nicht weiter zu beschäftigen. Ob eine direkte Chromatophorenreaktion auf Licht vorhanden ist, versuchten Keeble und Gamble (41) an isolierten Hautstücken und abgetrennten Gliedern von *Hippolyte* und *Palaemon* zu entscheiden. Auf Grund ihrer Versuche nehmen die genannten Autoren eine direkte Reaktion auf Licht an und führen als weiteren Beweis dafür an, daß bei der mikroskopischen Untersuchung die Chromatophoren im hellen Licht expandieren. Aber auch die Beobachtungen der englischen Forscher sind nicht streng beweisend, da die Chromatophoren isolierter Hautstücke und abgetrennter Glieder zwar vom zentralen, aber nicht vom peripheren Nervensystem isoliert sind, welches sicherlich noch einige Zeit überlebt. Keeble und Gamble unterscheiden eine direkte Reaktion der Chromatophoren auf Licht von einer indirekten durch Vermittlung der Augen hervorgebrachten. Die erstere ist bei erwachsenen Tieren rasch vorübergehend und in bezug auf die Schutzfärbung bedeutungslos. Aber diese Reaktion wird beim erwachsenen Tier vollständig in den Hintergrund gedrängt durch die indirekte Reaktion, welche langsam abläuft, dauernde und zweckmäßige Färbungseffekte hervorbringt. Die indirekte Reaktion wird durch die Augen und den Untergrund bestimmt. Es erscheint mir aber keineswegs notwendig, die beiden Reaktionsverschiedenheiten durch die direkte Einwirkung des Lichtes auf die Chromatophoren erklären zu müssen. Denn die verschiedenen Reaktionen zeigen nur den Unterschied zwischen einer unkoordinierten und einer koordinierten Reaktion, welch letztere nur durch Mit-

wirkung des Zentralnervensystems zustande kommen kann. Aber daraus darf doch niemals gefolgert werden, daß die unkoordinierte Reaktion eine direkte mit Ausschluß des peripheren Nervensystems ist.

Bauer (1) versuchte zu beweisen, daß die Chromatophoren von *Idotea* auf Licht nicht direkt reagieren. Zu diesem Zweck wurde das Versuchstier mit Seidenfäden auf einem Objektträger fixiert und so auf ein schwarzes und weißes Papier gebracht, daß das vordere Körperende auf dem schwarzen, das hintere auf dem weißen Grund sich befand oder umgekehrt. Dabei geht die Reaktion so vor sich, als würden nur die Augen allein gereizt, indem das ganze Tier sich entsprechend dem Untergrund färbt, der den Augen dargeboten wird. Keinesfalls darf aber auf Grund dieses Versuches die direkte Reaktion der Chromatophoren auf Licht ausgeschlossen werden, denn das Tier reagiert als Ganzes auf die vom Zentralnervensystem ausgehenden Impulse, welche lokale Reizwirkungen vollständig unterdrücken können; man kann nur sagen, daß die von den Augen bestimmte koloratorische Reaktion für das ganze Tier gilt, aber nicht mehr. Als weiterer Beweis für das Fehlen einer direkten Lichtreaktion wird von Bauer angeführt, daß geblendete Tiere mittelgrau sind, maximal helle Tiere auch auf weißem Grund mittelgrau werden, wenn die Augen lackiert werden. Entfernt man den Lack, dann werden die Tiere wieder maximal hell. Ebenso werden maximal dunkle Tiere auf dunklem Untergrund mittelgrau und nach Entfernen des Lackes wieder maximal dunkel. Aber alle diese Tatsachen zeigen nur, daß die Pigmentverteilung von den Augen beherrscht wird, jedoch niemals das Fehlen der direkten Lichtreaktion. Denn solange das Zentralnervensystem vorhanden ist, kann sein Einfluß nicht ignoriert werden. Bauer selbst nimmt an, daß die mittlere Expansion der Chromatophoren der Ruhezustand der Pigmentzelle also die rein passive Phase ist. Diese Annahme ist aber keineswegs unwiderleglich bewiesen, denn diese Mittelstellung kann mit dem gleichen Recht als ein Tonus angesehen werden, der vom Zentralnervensystem ausgeht und so lange unverändert bleibt, als nicht durch Einflüsse der optischen Bahn stärkere Erregungen dem Zentralnervensystem zugeführt werden. Endlich hat Bauer beobachtet, daß die Chromatophoren isolierter Hautstücke nicht auf Veränderung des Untergrundes reagieren. Diese Tatsache könnte nun als Beweis für das Fehlen einer direkten Lichtreaktion angesehen werden, aber auch hier lassen sich Einwände erheben. Die Intensität der Wirkung des Untergrundes kann für die isolierten Hautstücke zu schwach sein, oder die Reaktion kann bei diesen Intensitätsunterschieden so langsam verlaufen, daß vor dem Deutlichwerden des Erfolges bereits die Absterbeerscheinungen an der Haut auftreten. Endlich könnten die in der Crustaceenhaut von Nusbaum und Schreiber (70), sowie von E. Holmgren (35) aufgefundenen ganglionären Elemente, die ja zweifellos mit den Chromatophoren Beziehungen haben, periphere Hemmungszentra für die Lichtwirkung darstellen, wie sie von Fuchs im Stellarganglion der Cephalopoden (siehe Cephalopoden) angenommen werden. Bei der prinzipiellen Bedeutung, die das Fehlen der direkten Erregbarkeit der Chromatophoren durch Licht hat, muß natürlich alles Für und Wider auf das sorg-

fältigste abgewogen werden. Wenn ich dies tue, dann kann ich BAUERS Anschauung nicht als streng bewiesen gelten lassen, sondern muß diese Frage wenigstens als eine noch offene bezeichnen. Sollte es gelingen, alle meine Einwände zu entkräften, dann müßte aber erst noch bewiesen werden, daß die Chromatophoren der anderen Crustaceen sich ebenso verhalten wie die von *Idotea*, bevor wir für die Crustaceen allgemeingültige Schlüsse ziehen können.

In der Tat beschreibt nun BAUER (2) neuerdings, daß die Chromatophoren von *Leander serratus* und *xiphias* durch Licht direkt erregbar sein sollen. Denn bei Versuchstieren, die vor längerer Zeit ihrer Augen beraubt worden waren, trat im direkten Sonnenlicht eine deutliche Retraktion der roten Chromatophoren ein, die sich im Dunkeln wieder ausdehnten. Aber auch diese Beobachtung BAUERS kann ich für eine direkte Lichterregbarkeit der Chromatophoren nicht als beweisend ansehen; da BAUER als Reiz direktes intensives Sonnenlicht verwendet hat, so waren die ultravioletten und thermischen Strahlen als Reize nicht ausgeschaltet, so daß also nicht entschieden ist, ob die von BAUER als direkte Lichtwirkung beschriebene Chromatophorenreaktion wirklich eine solche ist.

d) Wirkung der Intensität und Wellenlänge des Lichtes.

Bei den in der Natur als auch im Experiment hervorgebrachten Farbenveränderungen ist vor allem danach zu fragen, ob vielleicht die Wellenlänge des Lichtes oder nur die Intensität von ausschlaggebender Bedeutung ist. Auch für die später zu behandelnde Frage der Untergrundwirkung auf die Färbung spielt natürlich die durch die Untergrundveränderung hervorgerufene Vermehrung oder Verminderung der Gesamtlichtintensität eine bedeutende Rolle. Genauer untersucht ist die koloratorische Bedeutung der Veränderung der Intensität nur von KEEBLE und GAMBLE (23, 39, 41), sowie von BAUER (1); aber die Resultate dieser Forscher stehen im schroffsten Gegensatz zueinander, indem KEEBLE und GAMBLE die Intensitätsveränderungen als koloratorischen Reiz betrachten, während BAUER sie für vollkommen wirkungslos ansieht. Nach KEEBLE und GAMBLE tritt bei *Hippolyte* und anderen Crustaceen bei Erhöhung der Intensität eine Expansion, bei Verminderung eine Retraktion des Pigmentes ein, beide werden hervorgebracht durch die direkte Einwirkung der Intensitätsänderung auf die Chromatophoren. Als Beweise dafür werden angeführt: 1) die vorübergehende Expansion der Chromatophoren, welche die Tiere beim Einbringen in weiße Porzellanschüsseln zeigen, 2) die Retraktion des Pigmentes bei vollkommenem Lichtabschluß, 3) die dauernde Expansion des Pigmentes geblendeter Tiere, welche in weißen Porzellanschüsseln gehalten werden, 4) die Expansion der Chromatophoren isolierter Hautstücke bei Erhöhung der Lichtintensität und endlich 5) die Expansion des Pigmentes bei Larven von *Hippolyte* und *Palaemon* nach Erhöhung der Lichtintensität, welche durch die Helligkeit des Untergrundes nicht beeinträchtigt wird. GAMBLE und KEEBLE (23) konnten Hippolyten im direkten Sonnenlicht oder im weißen Gasglühlicht binnen wenigen Minuten grün färben. Wenn ich auch die direkte Wirkung der Intensitätsveränderung als nicht streng erwiesen betrachte, so scheint doch bei den untersuchten Tieren die Intensitäts-

veränderung als koloratorischer Reiz wirksam zu sein.

Es kann andererseits aber nach Bauers Untersuchungen (1) keinem Zweifel unterliegen, daß bei *Idotea* die Gesamtintensität des Lichtes als Reiz gegenüber der Untergrundwirkung vollkommen zurücktritt und sich nur insoweit äußert, daß bei höherer Lichtintensität die vom Untergrund bewirkte Pigmentverteilung rascher eintritt als bei niederer Intensität. Mittelgraue Tiere zeigen selbst bei vollständiger Verdunklung des Aquariums keine Farbenveränderung, andererseits zeigen mittelgraue Tiere auf dunklem Untergrund selbst bei intensivster Beleuchtung im direkten Sonnenlicht eine Expansion des Pigmentes. In diesem Versuch ist die Gesamtintensität des Lichtes stark vermehrt worden, was allerdings nach Keeble und Gamble eine Expansion bewirken sollte. Wie schon die englischen Autoren angeben, tritt beim erwachsenen Tier die direkte Reaktion der Chromatophoren gegenüber der durch die Augen bedingten zurück, wie es besonders bei den Amphibien der Fall ist. Man kann vielleicht annehmen, daß diese Präponderanz der Augen bei den verschiedenen Crustaceen eine verschieden starke ist und speziell bei *Idotea* sehr viel stärker als bei *Hippolyte* ist, so daß beim erstgenannten Tier die direkte Intensitätsreaktion durch die Untergrundreaktion vollkommen verdeckt wird und endlich im Laufe vieler Generationen auch ganz verloren gehen kann.

Was endlich die Wirkung des monochromatischen Lichtes verschiedener Wellenlängen anbelangt, so haben sowohl Matzdorff (56) als auch Keeble und Gamble (23, 39—41) gefunden, daß die Wellenlänge für die koloratorische Reaktion gleichgültig ist, daß alle monochromatischen Lichter nur entsprechend ihrer Intensität wirksam sind. Doch scheinen Keeble und Gamble (41) dem grünen Licht eine besonders intensive Wirkung auf die Chromatophoren zuzuschreiben.

Gamble (24) scheint jedoch neuerdings diese Anschauung aufgegeben zu haben, denn er berichtet über eine Reihe von Versuchen, in denen *Hippolyte* durch farbiges Licht zur Bildung einer der Beleuchtungsfarbe komplementären Körperfärbung veranlaßt worden sein soll. Gamble umgab Glasaquarien mit verschieden gefärbten Algen, welche die Lichtfilter darstellten. Die ganze Methode ist äußerst ungenau, da sich einmal die Lichtintensitäten bei verschiedenen Farben sehr verschieden verhalten und außerdem noch die Wirkungen der verschiedenen Helligkeiten des Untergrundes als Fehler mit in Betracht kommen. *Hippolyte* soll nun in grünem Licht eine komplementäre Rotfärbung zeigen, indem die grünen Strahlen nicht nur das karminrote Pigment bilden, sondern auch das zinnoberrote zerstören. Aus dem gleichen Grunde, wegen der Anwesenheit von grünem Licht, sollen auch die Tiefseetiere rot gefärbt sein. Rotes Licht bewirkt eine Vermehrung und maximale Expansion des gelben Pigmentes und dadurch hellere Färbung. Gamble nimmt nun für die freilebenden Hippolyten an, daß die grünen Formen an der Oberfläche des Wassers entstanden sein sollen, wo die roten Strahlen am intensivsten wirken. Dadurch kommt es zur Bildung und Expansion des gelben Pigmentes, und durch Mischung des Gelb mit der diffusen blauen Farbe entsteht

dann die Grünfärbung. In den tiefen Schichten des Wassers sind dagegen die grünen Strahlen überwiegend, weshalb hier die roten Hippolyten entstanden sind.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß GAMBLES Versuchsanordnung eine sehr ungenaue ist, die ein Abschätzen der wirksamen Faktoren nicht gestattet. Aber außerdem scheint mir auch eine irrige Deutung der beobachteten Erscheinungen vorzuliegen. Das von GAMBLE angenommene Gesetz der komplementären Färbung ist durch seine Versuche nicht erwiesen. Denn im grünen Licht erscheinen die Versuchstiere rot, weil die roten Chromatophoren expandiert, die gelben retrahiert sind, es ist aber nicht nachgewiesen, daß die Menge des roten Pigmentes vermehrt und die des gelben vermindert ist. Die Expansion der roten Chromatophoren ist vielleicht nur dadurch bedingt, daß die Intensität des grünen Lichtes bzw. der Gehalt des grünen Lichtes an wirksamen Strahlen nicht stark genug war, um die roten Chromatophoren ebenso wie die gelben zur Ballung zu bringen. Im roten Licht dagegen war die Intensität so schwach, daß auch die gelben Chromatophoren bzw. das gelbe Pigment expandierte. Denn wenn es sich um stärkere Lichtintensitäten gehandelt hätte, dann wäre der blaue Farbstoff, der zum Zustandekommen des Grüns notwendig ist, nicht mehr vorhanden gewesen, da er im Lichte zerstört wird, und GAMBLE sicher kein monochromatisches rotes Licht zur Verfügung hatte, von dem man annehmen könnte, es wirke auf den blauen Farbstoff nicht ein. Wenn von einer allgemeinen Gesetzmäßigkeit der komplementären Färbung im Sinne von GAMBLE gesprochen werden soll, der sich auf die WIENERsche Färbungstheorie (97) beruft, dann muß im roten Licht ein grünes Pigment, aber nicht ein gelbes entstehen; aber selbst wenn wir hier das Grün als Subtraktionsfarbe von Blau und Gelb anerkennen wollen, so muß erst der Versuch mit gelbem und blauem Licht noch gemacht werden. Trotzdem diese Versuche in beweisender Form noch nicht angestellt worden sind, bin ich auf Grund analoger Versuche an Labriden (siehe Fische) fest davon überzeugt, daß sie die Unrichtigkeit der GAMBLEschen Deutung vollständig klarstellen würden. Außerdem spricht gegen GAMBLES Auffassung der Umstand, daß die Entwicklung der Pigmente bei *Hippolyte* nicht die gleiche ist, wenn die Tiere in monochromatischem Licht gehalten werden oder auf einem gleichfarbigen Untergrund bei Tageslicht, worauf später eingegangen werden wird.

e) Wirkung des Untergrundes.

Ueber die durch den Untergrund hervorgebrachte Pigmentbewegung herrscht bei allen Autoren eine seltene und geradezu verblüffende Uebereinstimmung der Angaben, die zugleich der beste Beweis für die Konstanz der Wirkung ist und zugleich zeigt, daß die Untergrundwirkung bei gleichzeitiger Einwirkung mehrere Faktoren die bestimmende ist, welche alle anderen überwindet. Ja, KEEBLE und GAMBLE (41) sagen ausdrücklich, daß die Untergrundwirkung unabhängig ist von der Intensität des Lichtes und die direkte Lichtwirkung vollkommen aufheben kann, denn sie konnten die Wirkung des Untergrundes selbst bei den schwächsten Licht-

intensitäten beobachten, indem sie die die Tiere (*Hippolyte, Palaemon,* Mysiden) enthaltenden weißen oder schwarzen Schalen mit Papierdeckeln bedeckten, in die eine Anzahl feiner Löcher mit einer Nadel gestochen waren. Bauer (1) hat, wie bereits im vorausgehenden hervorgehoben wurde, die gleiche Präponderanz der Untergrundwirkung bei *Idotea* beobachtet. Ferner spricht die Uebereinstimmung der Beobachtungsresultate dafür, daß die Untergrundwirkung sich verhältnismäßig rasch ($^1/_2$ — 1 Stunde) vollzieht, was von den meisten Autoren auch hervorgehoben wird.

Auf hellem Untergrund tritt eine Retraktion des Pigmentes in die Zentren der Chromatophoren ein, so daß die vorher mehr oder weniger intensiv gefärbten Tiere blaß, aufgehellt, durchscheinend erscheinen. Dies wurde beobachtet an *Idotea* von P. Mayer (57), Matzdorff (56), Bauer (1). Matzdorff fügt noch hinzu, daß die weißen Chromatophoren sich weniger retrahieren als die dunklen, ja es kann bei den ersteren sogar jede Reaktion fehlen. Das Hellwerden von Mysiden haben Keeble und Gamble (41) beobachtet, *Palaemon* wurde gleichfalls von ihnen sowie von Pouchet (74, 76), Fröhlich (19) und Megušar (59) beobachtet, ferner wird *Gelasimus* auf hellem Grund hell (Megušar, 59); Fröhlich beschreibt außerdem noch das Auftreten einer weißlichen Trübung am Carapax, für die eine Erklärung aber nicht gegeben wird. Pouchet (76) hat auch den Farbenwechsel von *Crangon* untersucht, der auf hellem Grund eine mäßige Retraktion des violetten und starke Expansion des gelben Pigmentes aufweist.

Die Wirkung des dunklen Untergrundes besteht in einer Expansion des Pigmentes. *Idotea* wird schwarzbraun (Mayer, Matzdorff, Bauer), Mysiden mehr oder weniger rotbraun (Keeble und Gamble), desgleichen *Hippolyte* (Keeble und Gamble), *Gelasimus, Palaemon, Palaemonetes* dunkelrot (Pouchet, Keeble und Gamble, Megušar). Bei *Crangon* tritt eine starke Expansion der violetten und Retraktion der gelben Chromatophoren auf, doch ist der Antagonismus der beiden Pigmente kein allgemeiner.

Die Farbe des Untergrundes scheint nach Dofleins (14) sowie Megušars (59) Versuchen ohne Bedeutung für seine Wirkung zu sein, denn es kommt einzig und allein auf die Helligkeit des Grundes an. Doflein hat insbesondere versucht, Umfärbungen von *Palaemon* auf verschiedenfarbigem Untergrund (grün, rot, schwarz, weiß) zu erhalten, wenn die Tiere lange Zeit (14 Tage) auf einem solchen einfarbigen Grund gehalten wurden. Sämtliche Versuche haben vollkommen negative Resultate ergeben. Doflein vermutet, daß diese negativen Ergebnisse vielleicht von der zu kurzen Dauer der Versuche bedingt sein und vielleicht auch dadurch vermieden werden könnten, wenn an Stelle der erwachsenen Tiere jüngere verwendet würden.

Diesen negativen Angaben stehen aber die positiven von Minkiewicz (62) und Gamble (24) gegenüber, die übereinstimmend behaupten, daß *Hippolyte* sich nicht nur der Helligkeit, sondern auch der Farbe des Grundes anpaßt. Ja, nach Minkiewicz (62) soll die Intensität des Lichtes von geringerer Wirkung sein als die Farbe des Untergrundes. Nun haben aber weder Minkiewicz noch Gamble ihre Versuche so exakt angestellt, daß zu entscheiden wäre, ob die Reaktion auf Intensitäten, Wellenlängen,

thermische, chemische, ultraviolette Strahlen erfolgt ist. Um seine Versuchsergebnisse der Farbenübereinstimmung zu erklären, nimmt MINKIEWICZ an, daß die durch die farbigen Lichter hervorgebrachte Expansion die aktive Phase der Chromatophoren darstellt, während der Ruhezustand dem Ballungsstadium entspricht, eine Annahme, die allen Erfahrungen widerspricht. Nach MINKIEWICZ bewirken die farbigen Lichter eine Reizung der entsprechend gefärbten Chromatophoren, dagegen wirkt blauer Untergrund wie ein weißer, das Tier retrahiert alle Chromatophoren und wird blau.

Ich habe schon darauf hingewiesen, daß GAMBLE zu widersprechenden Resultaten insofern kommt, als ein Tier auf den farbigen Untergrund anders reagiert als auf die gleiche Farbe des diffusen Lichtes, denn die Tierfarbe zeigt Uebereinstimmung mit der Farbe des Untergrundes und keine Spur von komplementärer Farbenanpassung. Offenbar handelt es sich in den Versuchen von MINKIEWICZ und GAMBLE nur um Reaktionen auf die Helligkeit des Grundes, wobei zu bedenken ist, daß die verschieden farbigen Chromatophoren auf verschiedene Reizintensitäten verschieden reagieren. Durch Uebersehen dieses Verhaltens sind die Autoren zu ihren falschen Schlüssen geführt worden, daß es sich um eine Reaktion auf die Farbe des Grundes handeln soll. Hatte MINKIEWICZ gesehen, daß ein blauer Grund wie ein weißer wirkt, so fand GAMBLE, daß ein roter Untergrund ebenso wie ein dunkler eine Expansion und Vermehrung (mir allerdings zweifelhaft) des roten und auch des gelben Pigmentes hervorbringt. Diese Beobachtungen hätten eigentlich die Autoren vor übereilten Schlüssen bewahren sollen.

8. Koloratorischer Einfluß der Augen.

KEEBLE und GAMBLE (41) waren die ersten, welche eine physiologische Erklärung der von den Augen vermittelten koloratorischen Effekte des Untergrundes versuchten, indem sie eine gewisse Dorsiventralität der Augen annahmen, die zwar keine feste Strukturdifferenzen der dorsalen und ventralen Augenhälften voraussetzt, sondern nur annimmt, daß die Erregungen in den beiden Augenhälften verschieden sind, wodurch eine verschiedene Stellung des Retinapigmentes in den beiden Netzhauthälften auftritt. Diese Differenzen der Stellung des Retinapigmentes sollen dann in einer nicht näher angegebenen Weise vermittelst des Nervensystems die allgemeine koloratorische Wirkung des Untergrundes hervorrufen. Daß es sich beim Zustandekommen der Untergrundreaktion nicht um mechanische Strukturverschiedenheiten der dorsalen und ventralen Augenhälften handeln kann, geht daraus hervor, daß der Effekt derselbe ist, gleichgültig, ob der dunkle Untergrund sich auf der dorsalen oder ventralen Seite des Tieres befindet, also das Tier von oben oder unten beleuchtet wird. Diese Versuche setzen also einen wechselnden beweglichen Mechanismus im Auge voraus, und der schien den englischen Autoren im Retinalpigment gegeben zu sein. Ein weiterer Beweis für die ausschlaggebende Bedeutung der Augen für die Untergrundreaktion ist der, daß diese Reaktion bei geblendeten Tieren fehlt. Ferner zeigen die Zoëalarven von *Hippolyte* und *Palaemon* keine bestimmte Reaktion

auf einen bestimmten Untergrund, denn es expandiert das Pigment stets, wenn die Tiere aus dem Dunkeln ins Helle gebracht werden, gleichgültig, ob sich die Tiere auf einem hellen oder dunklen Untergrund befinden; es ist nur die direkte Reaktion auf die Veränderung der Lichtintensität vorhanden. Sobald die Larven das gestielte Augenstadium erreicht haben, beginnt die Untergrundreaktion und ist mit der vollkommenen Entwicklung des Auges in voller Schärfe wie beim erwachsenen Tier vorhanden.

Der Gedanke Keebles und Gambles, daß die Untergrundwirkung auf verschiedenen Erregungsprozessen der dorsalen und ventralen Augenhälften beruht, wurde von Bauer (1) neu aufgegriffen und in sehr instruktiven Experimenten erfolgreich ausgebaut. Bauer stellte seine Versuche an *Idotea* an, denen die Augen ganz oder teilweise mit Maskenlack geschwärzt wurden. Doppelseitig lackierte Tiere zeigten keinerlei Reaktion auf den Untergrund, ihre Färbung war, wie bereits erwähnt, mittelgrau. Da die Augen von *Idotea* unbeweglich sind, so könnte man zunächst hier an eine fixierte Dorsiventralität der Augen denken, indem nur der ventrale Abschnitt der Augen mit den Chromatophoren zu einem Reflexbogen verbunden ist, so daß bei Reizung des ventralen Augenabschnittes Retraktion des Pigmentes, Aufhellung des Tieres eintritt, während der Ruhezustand dieses Augenabschnittes Expansion des Pigmentes veranlaßt. Man könnte auch annehmen, daß Reizung des dorsalen Augenabschnittes Verdunkelung, Reizung des ventralen Aufhellung herbeiführt. Aber auch Bauer konnte in Uebereinstimmung mit Keeble und Gamble nachweisen, daß bei wechselnder Beleuchtung normal sehender Tiere von oben oder unten stets der gleiche Untergrundeffekt auftritt, sodaß also auch bei *Idotea* keine feste Dorsiventralität der Augen bestehen kann.

Bauer stellte dann Versuche in der Weise an, daß nur die eine Hälfte der Augen lackiert wurde. Wurden Tiere, denen die dorsalen Augenhälften lackiert worden worden waren, auf weißen Grund gebracht, so trat eine vollkommene Expansion der Chromatophoren ein, das ganze Tier wurde dunkel, das gleiche trat ein, wenn Tiere, denen die ventralen Augenhälften lackiert waren, von oben her beleuchtet wurden. Es verhielten sich demnach die halbseitig geblendeten Tiere auf weißem Grund genau so wie normal sehende Tiere auf schwarzem Grund. Da nun eine gleichmäßige Belichtung des ganzen Auges keine Expansion der Chromatophoren, sondern Retraktion hervorruft, so muß der Impuls zur Expansion von den vom Lichte nicht getroffenen Teilen des Auges ausgehen. Bauer nimmt nun an, daß in den vom Licht nicht getroffenen Teilen des Auges ein Vorgang stattfindet, welcher der Wirkung des gereizten Teiles entgegenwirkt und diesen gegebenen Falles überwiegt. Bauer vergleicht die beiden entgegengesetzten im Auge sich abspielenden Prozesse mit denen, die beim Simultankontrast vorhanden sind. Ich glaube, daß dieser Vergleich uns nicht wesentlich weiter führt im Verständnis des sich in der Netzhaut abspielenden Prozesses. Will man irgendwie den mechanischen Vorgang in der Netzhaut charakterisieren, dann könnte man es ganz gut auf Grund der Heringschen Hypothese von der Assimilation und Dissimilation in der Weise tun, daß man annimmt, der in den unbelichteten Teilen der Augen sich abspielende Assimilations-

prozeß beeinflusse das Zentralnervensystem in der Weise, daß auch in den Chromatophoren ein assimilatorischer Prozeß induziert wird, der sich in der Expansion des Pigmentes äußert. Denn bis zu einem gewissen Grade nehmen viele Autoren an, daß die Expansion des Pigmentes mit einer verstärkten Bildung von Pigment einhergehe, also einem Assimilationsprozeß gewissermaßen verglichen werden kann. Bei der Belichtung tritt ein dissimilatorischer Prozeß auf, der sich durch die Retraktion des Pigmentes kennzeichnet.

Aber wesentlich wichtiger als diese Hypothesen über den eigentlichen Mechanismus der sich im Auge abspielenden entgegengesetzten Prozesse ist die Frage, welchen Umfang muß der von der nicht belichteten Stelle ausgehende Prozeß haben, um die Wirkung der belichteten Teile zu überwinden und eine Expansion der Chromatophoren zu veranlassen. Mit anderen Worten, wie groß muß der nicht belichtete Anteil der Augen sein, damit eine Expansion der Chromatophoren eintritt? Diese Frage hat Bauer durch entsprechende Versuche bereits beantwortet. Mit Lackierung von etwa $^{1}/_{8}$ des ganzen Auges ist die Wirkung des Lichtreizes bereits verlangsamt, aber es tritt doch noch Retraktion des Pigmentes bei Belichtung der mittelgrauen Tiere ein; wird dagegen $^{1}/_{4}$ des Auges lackiert, dann tritt ein Oscillieren der Chromatophoren auf, das Bauer analog dem Wettstreit der Sehfelder als einen Wettstreit zwischen gereizten und ungereizten Teilen des Auges auffaßt; Lackierung der einen Augenhälften führt zu einer dauernden Verdunklung des Tieres, also Ueberwiegen der in der nicht gereizten Hälfte sich abspielenden Prozesse. Unwillkürlich drängt sich einem die Frage auf, wie verhalten sich Tiere, denen ein Auge vollkommen oder teilweise lackiert wurde, während das andere intakt ist? Die Bedeutung solcher Versuche ist ohne weiteres klar, denn damit würde entschieden, ob die Prozesse, welche die Expansion hervorrufen, innerhalb der einen Netzhaut sich abspielen müssen, oder ob eine binokulare Verschmelzung der durch die Dunkelheit erzeugten Vorgänge stattfindet, woraus wieder weitere Schlüsse auf die Anteile des Zentralnervensystems an der Expansion der Chromatophoren gezogen werden könnten. Leider geben uns Bauers wertvollen Versuche auf diese Frage keine Antwort. Es wäre deshalb eine dankenswerte Aufgabe, die Bauerschen Versuche zunächst nach dieser Richtung hin weiter auszubauen, trotzdem in der Literatur bereits mehrfach Angaben vorliegen, daß einseitige Blendung keinen Erfolg auf den Farbenwechsel hat, und dann systematisch an anderen Crustaceenarten zu wiederholen. Nach Bauers Versuchen handelt es sich offenbar um eine für die Crustaceen allgemein gültige Gesetzmäßigkeit, da die Crustaceen ziemlich übereinstimmende Untergrundsreaktionen zeigen.

Zum Schluß dieser Ausführungen über die Physiologie der Chromatophoren der Crustaceen haben wir noch das allgemeine koloratorische Verhalten der geblendeten Tiere zu besprechen, um das bereits über den Einfluß der Augen Erwähnte zu vervollständigen. Eine doppelseitige Abtragung oder Lackierung der Augen hat bei *Idotea* einen vollkommenen Verlust des Farbenwechsels zur Folge (Mayer, 57; Matzdorff, 56; Bauer, 1; Minkiewicz, 62), bei Mysiden und *Palaemon* tritt nach der Entfernung der beiden Augen selbst auf weißem Grund eine starke Expansion des Pigmentes ein, die wesentlich stärker ist als jene, welche

normale Tiere auf schwarzem Grund zeigen (Keeble und Gamble, 23, 41; Bauer, 2). Daraus schließen Keeble und Gamble, daß unter normalen Verhältnissen vom teilweise belichteten Auge aus eine Hemmung auf die Expansion der Chromatophoren ausgeübt wird, die bei der Blendung und in vollkommener Dunkelheit wegfällt. Es handelt sich hier um ganz ähnliche Anschauungen, wie sie von Bauer (1) später weiter ausgebaut wurden. Die ersten Blendungsversuche an *Palaemon* wurden übrigens von Pouchet (74, 76) ausgeführt, der Rotwerden der Versuchstiere infolge Expansion der Chromatophoren beobachtet hat und keine Veränderung dieser Farbe bei 27-tägigem Aufenthalt der operierten Tiere auf weißem Grund wahrnahm. Aber nach der Häutung blassen die geblendeten Tiere stark ab, sie werden weiß, doch entwickeln sich später wieder Chromatophoren, die vollkommen expandiert sind; die ersten treten an den Basen der zweiten Glieder der großen Scheren auf. Die maximale Expansion des roten und gelben Pigmentes von *Palaemon* nach doppelseitiger Blendung wurde neuerdings auch von Doflein (14) und Fröhlich (19) beobachtet. Fröhlich konnte aber konstatieren, daß bei *Palaemon treillanus* einige Wochen nach der Blendung die Farbe immer blasser und blasser wird, das Tier wird weißlich und endlich nach eingetretener Häutung ist das Tier ganz weiß, nur die Enden der Scheren sind rötlich. Die nach der Blendung auftretende Dunkelung wurde von Megušar (59) an *Gelasimus*, *Potamobius*, *Palaemonetes* und *Palaemon* beschrieben; auch Megušar fand dann ein Abblassen und endliches Weißwerden nach einer oder mehrmaliger Häutung. Es handelt sich dabei um eine vollkommene Bestätigung der Beobachtung von Pouchet. Das Weißwerden dürfte wohl nur auf die Häutung zu beziehen sein. Eine Weißfärbung trat bei Exemplaren von *Palaemon rectirostris* Zaddach in Fröhlichs Versuchen nicht ein, trotzdem die Tiere die Blendung ein halbes Jahr überlebten; im Gegensatz zu Fröhlich hat aber Megušar auch an dieser *Palaemon*-Art das Weißwerden nach der Häutung beobachtet. Menke (60) hat gleichfalls eine starke Zunahme des weißen Pigmentes an geblendeten Leandern beobachtet, wobei sich sowohl das gelbe als auch das opake Pigment in weißes umwandelte. Trotz sehr intensiver Neubildung zahlreicher weißer Chromatophoren konnte aber niemals eine Umwandlung der flüssigen roten und gelben Pigmente in weißes beobachtet werden. Ferner ist zu bemerken, daß Doflein an geblendeten Palämonen ein Verschwinden des blauen Pigmentes beobachtet hat, das nach Minkiewicz (62) auch bei geblendeten Hippolyten eintreten soll. Dagegen haben Keeble und Gamble (41) bei *Hippolyte* nach doppelseitiger Blendung eine rasch auftretende Transparenz (Nachtfärbung) gesehen, die durch Retraktion des Pigmentes bedingt ist, so daß also *Hippolyte* sich entgegengesetzt verhalten würde wie die genannten Tiere, außerdem zeigt eine nachtfarbene *Hippolyte*, der die Augen amputiert werden, eine Persistenz der blauen Nachtfarbe. *Carcinus Maenas* zeigt nach Amputation beider Augen eine unveränderliche Rotfärbung, der Farbenwechsel ist vollständig aufgehoben (Przibram, 78).

Wenn auch der Farbenwechsel infolge der Untergrundwirkung nach der doppelseitigen Blendung erloschen ist, so zeigen doch geblendete Mysiden, *Hippolyte* und *Palaemon* noch den periodischen Tag-

und Nachtfarbenwechsel, nur ist er weniger vollkommen und vollzieht sich langsamer als unter normalen Verhältnissen. Außerdem scheint wenigstens nach den Untersuchungen von KEEBLE und GAMBLE (23, 41), BAUER (2), MENKE (60) auch noch eine direkte Reaktion auf Licht bis zu einem gewissen Grade erhalten zu sein. Einseitige Blendung ruft keine Veränderung des Farbenwechsels hervor (POUCHET, 76; MAYER, 57; MATZDORFF, 56; GAMBLE und KEEBLE, 23; MINKIEWICZ, 62).

Damit können wir die Ausführungen über die außerordentlich komplizierten Verhältnisse des Farbenwechsels bei den Crustaceen beschließen und uns zur Analyse dieser Vorgänge bei den Wirbeltieren wenden.

Literatur.

(Crustaceen.)

1. **Bauer, Viktor,** *Ueber einen objektiven Nachweis des Simultankontrastes bei Tieren. Ctbl. f. Physiol., Bd. 19 (1905), Literatur 1905.*
2. — *Ueber die Ausnützung strahlender Energie im intermediären Fettstoffwechsel der Garneelen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 13 (1912).*
3. **Bert, Paul,** *Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. Arch. de Physiol. normale et pathol., T. 2 (1869).*
4. **Bethe, Albrecht,** *Ein Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems von Astacus fluviatilis. Anat. Anz., Bd. 12 (1896).*
5. — *Das Nervensystem von Carcinus Maenas. I. Teil, 1. Mitteil. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 50 (1897).*
6. — *I. Teil, 2. Mitteil. Ebenda.*
7. — *II. Teil, 3. Mitteil. Ebenda, Bd. 51 (1898).*
8. **Biedermann, W.,** *Ueber den Farbenwechsel der Frösche. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 51 (1892).*
9. **Certes, A.,** *Sur la vitalité des germes de l'Artemia salina et du Blepharisma lateritia. Compt. rend. hebdomad. des séances de l'Acad. des Scienc. de Paris, T. 93, Sem. 2 (1881).*
10. **Davenport, C. B.,** *and* **Cannon, W. B.,** *On the determination of the direction and rate of movement of organisms by light. The Journ. of Physiol., Vol. 21 (1897).*
11. **Degner, Eduard,** *Ueber Bau und Funktion der Krusterchromatophoren, eine histologisch-biologische Untersuchung. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 102 (1912).*
12. **Desmaret, Gaetan Anselme,** *Malacostracés. Dictionnaire des Sc. nat. etc, T. 28, Strasbourg-Paris 1823.*
13. **Doflein, Franz,** *Brachyura. Wissenschaftl. Ergeb. d. Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia" 1898—1899, Bd. 6, Jena 1904.*
14. — *Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. Festschrift z. 60. Geburtstage Richard Hertwigs, Bd 3, Jena 1910.*
15. **Focillon, Ad.,** *Mémoire sur la structure et les fonctions de la peau dans les animaux annelés. Compt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sc. Paris, T. 31, Sem. 2 (1850).*
16. — *Sur les couleurs du test des crustacés. Ebenda, T. 33 (1851).*
17. **Franz, V.,** *Die Struktur der Pigmentzellen. Biol. Ctbl., Bd. 28 (1908).*
18. — *Zur Struktur der Chromatophoren bei Crustaceen. Ebenda, Bd. 30 (1910).*
19. **Fröhlich, Alfred,** *Farbenwechselreaktionen bei Palaemon. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 29 (1910).*
20. **Fuchs, R. F.,** *E. Fischers (Zürich) experimentellen Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. f. Entwickl.-Mech., Bd. 16 (1903).*
21. — *Zur Physiologie der Pigmentzellen. Biol. Ctbl., Bd. 26 (1906).*
22. — *Die physiologische Funktion des Chromatophorensystems als Organ der physikalischen Wärmeregulation der Poikilothermen. Sitz.-ber. d. phys.-med. Soc. in Erlangen, Bd. 44 (1912).*
23. **Gamble, F. W.,** *and* **Keeble, F. W.,** *Hippolyte varians, a study in colour-change. Quarterly Journ. of microsc. Sc., Vol. 43 (New Ser.) (1900).*
24. — *The relation between light and pigment-formations in Crenilabrus and Hipolyte. Ebenda, Vol. 55 (New Ser.) (1910).*

25. ***Gamroth, Alois,*** *Beitrag zur Kenntnis der Naturgeschichte der Caprellen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 31 (1878).*
26. ***Gerstaecker, A.,*** *und* ***Ortmann, A. E.,*** *Crustacea (2. Hälfte Malacostraca). Bronn, Klassen u. Ordn. d. Tierreichs, Bd. 5, Abt. 2, Arthropoden, Leipzig 1901.*
27. ***Haeckel, Ernst,*** *Ueber die Gewebe des Flußkrebses. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jg. 1857.*
28. ***Haller, G.,*** *Beiträge zur Kenntnis der Laemodipodes filiformes. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 33 (1880).*
29. ***Heim, F.,*** *Études sur le sang des crustacés decapodes suivies d'un essai sur le rôle des pigments. Thèses présentées à la faculté des Sc. de Paris, 1892.*
30. ***Herdmann,*** *Sixth annual report of the Liverpool marine biological committee dec. Liverpool 1892. (Zit. nach van Rynberk, No. 85.)*
31. — *Seventh annual report of the Liverpool marine biological committee. Liverpool 1893. (Zit. nach van Rynberk, No. 85.)*
32. — *Twelfth annual report of the Liverpool marine biological committee. Liverpool 1898. (Zit. nach van Rynberk, No. 85.)*
33. ***Hertel, E.,*** *Einiges über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 6 (1907).*
34. ***Holt, Edwin B.,*** *and* ***Lee, Frederic S.,*** *The theory of phototactic response. The American Journ. of Physiol., Vol. 4 (1901).*
35. ***Holmgren, Emil,*** *Zum Aufsatze W. Schreibers: Noch ein Wort über das periphersiche Nervensystem der Arthropoden. Anat. Anz., Bd. 14 (1898).*
36. ***Howell,*** *The protective colouring of the aesop Prawns. Journ. of marine Zool. and Microsc., Vol. 2 (1897). (Zit. nach Gamble and Keeble, No. 23.)*
37. ***Jourdain, S.,*** *Sur les changements de couleur de Nika edulis. Compt. rend. hebd. des séances de l'Acad. des Sc. de Paris, T. 87, Sem. 2 (1878).*
38. ***Karger, O.,*** *Report on the marin Isopoda of New England and adjacent waters. United States Commission of fish and fisheries, Part VI, Washington 1880. (Zit. nach van Rynberk, No. 85.)*
39. ***Keeble, F. W.,*** *and* ***Gamble, F. W.,*** *The colour-physiology of Hippolyte varians. Proc. of the Royal Soc. of London, Vol. 65 (1900).*
40. — — *The colour-physiology of higher Crustacea. Ebenda, Vol. 71 (1903).*
41. — — *The colour-physiology of higher Crustacea. Philos. Transact. of the Royal Soc. of London, Ser. B, Vol. 196 (1904).*
42. — — *On the presence of mobile fat in the chromatophores of the Crustacea. Zool. Anz., Bd. 27 (1904).*
43. — — *The colour-physiology of higher Crustacea. Part III. Philos. Transact. of the Royal Soc. of London, Ser. B, Vol. 198 (1906).*
44. ***Kinahan,*** *Proceedings of the Natural History Society of Dublin, 1857. (Zit. nach van Rynberk, No. 85.)*
45. ***Kohl, F. G.,*** *Karotin, seine physiologische Bedeutung in der Pflanze, Leipzig 1902.*
46. ***Kröyer, H.,*** *Monographisk Fremstilling of slaegten Hippolytes nordiske Arten. Kong. Dansk. Videnskap. Selskabet Afhandl., Dl. 9 (1842). (Zit. nach van Rynberk, No. 85.)*
47. ***de Lamarck, J. B. P. A.,*** *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, 2. édit., Vol. 5, Paris-Londres 1838.*
48. ***Lenz, Heinrich,*** *Die wirbellosen Tiere der Travemünder Bucht. Teil I. Jahr.-ber. d. Kommission z. wiss. Unters. d. deutschen Meere in Kiel f. d. Jahre 1874, 1875, 1876, Jg. 4, 5, 6, Anhang 1, Berlin 1878.*
49. ***Lereboullet, M.,*** *Note sur les variétés rouge et bleue de l'écrevisse fluviatile. Compt. rend. hebd. des séances de l'Acad. des Sc. Paris, T. 33 (1851).*
50. ***Leydig, Franz,*** *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, Frankfurt a. M. 1857.*
51. ***List, Theodor,*** *Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Ablagerung von Pigment. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 8 (1899).*
52. ***Loeb, J.,*** *Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen, Würzburg 1890.*
53. ***Lubbock, J.,*** *Journ. of the Linnean Society (Zool.) London, Vol. 16 (1882), Vol. 17 (1883). (Zit. nach van Rynberk, No. 85.)*
54. ***Malard, A. E.,*** *L'influence de la lumière sur la coloration des crustacés. Bull. de la Soc. philomatique de Paris, sér. 8, T. 4 (1892). (Zit. nach van Rynberk, No. 85.)*
55. — *The influence of light on the coloration of the Crustacea. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Vol. 11 (1892).*
56. ***Matzdorff, Carl,*** *Ueber die Färbung von Idotea tricuspidata Desm. Jena. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 16, N. F. Bd. 9 (1883).*

57. **Mayer, P.,** *Carcinologische Mitteilungen. VIII. Ueber Farbenwechsel bei Isopoden. Mitteil. a. d. zool. Stat. zu Neapel, Bd. 1 (1879).*
58. — *Die Caprelliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte, hrsg. von der zool. Stat. Neapel. Monographie VI, Leipzig 1882.*
59. **Megušar, Franz,** *Experimente über den Farbenwechsel der Crustaceen (I. Gelasimus, II. Potamobius, III. Palaemonetes, IV. Palaemon). Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 33 (1912).*
60. **Menke, Heinrich,** *Periodische Bewegungen und ihr Zusammenhang mit Licht und Stoffwechsel. Arch. f. d. gesamte Physiol. des Menschen und der Tiere, Bd. 140 (1911).*
61. **de Merejkowski, C.,** *Sur la tétronérythrine dans le règne animal et sur son rôle physiologique. Compt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sc. Paris, T. 93, Sem. 2 (1881).*
62. **Minkiewicz, R.,** *Étude expérimentale du synchromatisme de Hippolyte varians Leach. Extrait de Bull. de l'Acad, des Sc. de Cracovie, Classe des Sc. mathématiques et naturelles, Nov. 1908. Sep.-Abdr.*
63. — *Mémoire sur la biologie du Tonnelier de mer (Phronima sedentaria Forsk). Bull. de l'Inst. océanogr. Monaco, No. 146, 10 juillet 1909. Sep.-Abdr.*
64. **Möbius, Karl,** *Die wirbellosen Tiere der Ostsee. Jahr.-ber. d. Kommission z. wiss. Unters. d. deutschen Meere in Kiel f. d. Jahr 1871, Jg. 1, Berlin 1873.*
65. **Moleschott, Jac.,** *und* **Fubini, S.,** *Ueber den Einfluß gemischten und farbigen Lichtes auf die Ausscheidung der Kohlensäure bei Tieren. Unters. z. Naturlehre d. Menschen u. d. Tiere von Jac. Moleschott, Bd. 12 (1881).*
66. **Müller, Fritz,** *in C h a r l e s D a r w i n, Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. Deutsch von G e o r g G ä r t n e r. Hendelsche Bibliothek der Gesamtliteratur, No. 667—681, Halle a. S.*
67. — *Farbenwechsel bei Krabben und Garneelen. Kosmos Jg. 4, 1881.*
68. **Müller, P. E.,** *Note sur les Cladocères des grand lacs de la Suisse, 1870. (Zit. nach W e i s m a n n, No. 96.)*
69. **Newbigin, M. J.,** *The pigments of the decapod Crustacea. The Journ. of Physiol., Vol. 21 (1897).*
70. **Nussbaum, J.,** *und* **Schreiber, W.,** *Beiträge zur Kenntnis des peripherischen Nervensystems bei den Crustaceen. Biol. Ctbl., Bd. 17 (1897).*
71. **Pallas, P. S.,** *Spicilegia zoologica quibus novae imprimis et obscurae animalium species iconibus, descriptionibus atque commentariis illustrantur, Fasc. 9, Berolini 1772.*
72. **Pflüger, E.,** *Ueber den Einfluß des Auges auf den tierischen Stoffwechsel. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 11 (1875).*
73. **v. Platen, Otto,** *Ueber den Einfluß des Auges auf den tierischen Stoffwechsel. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 11 (1875).*
74. **Pouchet, G.,** *Sur les rapides changements de coloration provoqués expérimentalement chez les crustacés et sur les colorations bleues des poissons. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. norm. et pathol. de l'homme et des animaux, Année 1872,*
75. — *Recherches anatomiques sur la coloration bleue des crustacés. Ebenda, Année 1872.*
76. — *De changements de coloration sous l'influence des nerfs. Ebenda, Année 1876.*
77. **Przibram, Hans,** *Experimentelle Studien über Regeneration. (2. Mitteil. Crustaceen.) Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 13 (1902).*
78. — *Intraindividuelle Variabilität der Carpaxdimensionen bei brachyuren Crustaceen. Ebenda, Bd. 13 (1902).*
79. **vom Rath, O.,** *Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 61 (1896).*
80. **Rathke, Heinrich,** *Zur Fauna der Krym. Mém. prés. à l'Acad. imp. des Sc. à St. Pétersbourg, Vol. 3 (1837).*
81. — *Beiträge zur Fauna Norwegens. Nov. act. Acad. caesar. Leopold.-Carolin. nat. curios., Vol. 20, pars prior, Vratislaviae et Bonnae 1843.*
82. **Retzius, Gustav,** *Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. Biol. Untersuch. N. F. Bd. 1, Stockholm 1890.*
83. **Ribbert, Hugo,** *Beitrag zur Anatomie der Hautdecke bei Säugetieren. Arch. f. Naturgesch., Jg. 1878.*
84. **Roux, P.,** *Crustacés de la Mediterrannée et de son litoral, Paris et Marseille 1828.*
85. **van Rynberk, G.,** *Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sog. chromatische Hautfunktion). Ergeb. d. Physiol., Jg. 5 (1906).*
86. **Sars, G. O.,** *Histoire naturelle des crustacés d'eau douce de Norvège, Vol. 1 (1867).*

87. **Schmankewitsch, Wladimir,** *Zur Kenntnis des Einflusses der äußeren Lebensbedingungen auf die Organisation der Tiere. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 29 (1877).*
88. **Schmidtlein, Richard,** *Beobachtungen über die Lebensweise einiger Seetiere innerhalb der Aquarien der zoologischen Station. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 1 (1878/79).*
89. **Semper, Carl,** *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Internat. wiss. Bibl., Bd. 39/40, Leipzig 1880.*
90. **Smith, Grant,** *The effect of pigment-migration on the phototropism of Gammarus annulatus S. J. Smith. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 13 (1905).*
91. **Spence Bate, C.,** *and* **Westwood, I. O.,** *A history of the British sessile-eyed Crustacea, Vol. 2, London 1868. (Zit. nach Möbius, No. 64.)*
92. **Stebbing, Thomas Rosoe Rede,** *A new Australian sphaeromid, Cyclura venosa, and notes on Dynamene rubra and viridis. The Journ. of Linn. Soc., Zoology, Vol. 12, London 1876.*
93. **Valenciennes, M.,** *Variété d'écrevisse à test entièrement rouge. Compt. rend. hebd. des séances de l'Acad. des Sc. Paris, T. 33 (1851).*
94. **Verill, Addison Emmory,** *Brief Contributions to Zoology from the Museum of Yale College. Results of recent dredging Expedition on the Coast of New England. The Amer. Journ. of Sc. and Arts, Ser. 3, Vol. 7, New Haven 1874. (Zit. nach van Rynberk, No. 85.)*
95. **Weber, Max,** *Anatomisches über Trichonisciden. Zugleich ein Beitrag zur Frage nach der Bedeutung der Chromatophoren, Pigmente und verzweigten Zellen der Hautdecke. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 19 (1881).*
96. **Weismann, August,** *Ueber die Schmuckfarben der Daphnoiden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30, Suppl. (1878).*
97. **Wiener, Otto,** *Farbenphotographie durch Körperfarben und mechanische Farbenanpassung in der Natur. Ann. d. Phys. u. Chem., N. F. Bd. 55 (1895).*
98. **Yerkes, R. M.,** *Reaction of Entomostraca to stimulation by light. The American Journ. of Phys., Vol. 3 (1900).*
99. **Yung, Émile,** *Recherches sur la structur intime et les fonctions du système nerveux central chez les crustacés décapodes. Arch. de Zool. expér. et génér., T. 7 (1878).*
100. **Zaddach, Ernst Gustav,** *Synopseos crustaceorum Prusicorum prodromus. Dissert. zoolog. Regiomontani 1844.*

Zweiter Teil: Wirbeltiere.

I. Allgemeines.

Von den Vertebraten[1]) besitzen die Fische, Amphibien und Reptilien einen durch die Tätigkeit der Chromatophoren bedingten Farbenwechsel. Zwar sind auch bei den höheren Wirbeltieren, den Vögeln und Säugetieren zahlreiche Pigmentzellen in der Haut und deren Anhangsgebilden vorhanden, über deren physiologische Bedeutung sich einstweilen noch keine Aufschlüsse geben lassen, trotzdem besonders von Pathologen und Klinikern, namentlich mit Rücksicht auf die menschliche Pathologie, zahlreiche Untersuchungen über Pigmentbildung unter krankhaften Prozessen vorliegen. Jedenfalls müssen wir hier besonders betonen, daß Vögel und Säugetiere keinen durch Chromatophoren bedingten physiologischen Farbenwechsel zeigen, weshalb diese beiden höchsten Tierklassen aus unseren Betrachtungen ausscheiden. Die Anhänger der Schutzfärbungslehre können sich natürlich leicht mit der Tatsache abfinden, daß den höchsten Wirbeltieren

1) Die in diesem Abschnitt angeführten Literaturnachweise sind in dem Literaturverzeichnis über Fische enthalten.

ein durch Chromatophorentätigkeit hervorgebrachter Farbenwechsel fehlt, indem sie darauf hinweisen, daß die Befiederung bzw. Behaarung eine ausreichende Schutzfärbung garantiert, weshalb das Chromatophorenspiel durch Nichtgebrauch allmählich verloren gegangen ist. Da den Vögeln und Säugetieren sogar ein rasch verlaufender Farbenwechsel innerhalb gewisser Grenzen möglich ist, durch Sträuben ihres Gefieders bzw. ihrer Haare, so könnte darin ein weiterer Beweis für die funktionelle Bedeutungslosigkeit eines durch Chromatophoren bewerkstelligten Farbenwechsels erblickt werden. Der Rest dieses einstmals wichtigen Schutzmittels ist noch vorhanden, die anatomischen Elemente, die Chromatophoren, persistieren noch, aber sie sind physiologisch bereits bedeutungslos geworden, und man kann an ihnen keine Formveränderungen mehr beobachten. Damit wäre aber nach unseren Anschauungen über die Wirkung des Nichtgebrauches ein vollständiges Verschwinden der Chromatophoren bei Vögeln und Säugetieren in der Zukunft zu erwarten.

So bestechend auch diese Ueberlegungen erscheinen mögen, so erscheint mir doch diese Prophezeiung durchaus unhaltbar, obgleich sie eine durchaus logisch notwendige Konsequenz wäre, wenn tatsächlich die Schutzfärbung das ganze Um und Auf der Chromatophorenfunktion wäre. Wir wissen, daß unter pathologischen und physiologischen Bedingungen einerseits große Pigmentmengen gebildet werden, z. B. in Geschwülsten oder beim Morbus Addisonii (Bronzeskin) oder durch ständigen Druck der Haut (Pigmentierungen an den Bundstellen der Röcke bei Frauen). Ferner wird unter normalen physiologischen Bedingungen während der Schwangerschaft in der Haut Pigment abgelagert. Andererseits zeigt sich nicht selten ein Fehlen der normalen Pigmentbildung als partieller oder totaler Albinismus bei Säugetieren und beim Menschen. Aus all dem geht hervor, daß die Pigmentbildung durch chemische Einflüsse geregelt wird, ohne jede Rücksicht auf eine Schutzfärbung. Wie wollte man auch die Pigmentation der farbigen Menschenrassen als Schutzfärbung erklären? Das müßte möglich sein, da ein allgemein richtiges Erklärungsprinzip dem Menschen durchaus keine Sonderstellung einräumen kann.

Wohl könnte man gegen diese Ausführungen einwenden, daß es sich bei den höchsten Wirbeltierklassen ausschließlich um unbewegliche Chromatophoren handle, die nur als mit Pigment erfüllte Bindegewebszellen aufzufassen seien, also andere physiologische oder vielleicht auch morphologische Elemente darstellen. Aber auch dieser Einwand ist hinfällig, denn sowohl die Entwicklungsgeschichte, als auch die vergleichende Anatomie der Wirbeltierchromatophoren hat seit den hervorragenden Untersuchungen Leydigs (59, 60) ergeben, daß zwischen unpigmentierten, pigmentierten Bindegewebszellen und echten Chromatophoren mit sichtbaren Pigmentverschiebungen eine scharfe Grenze nicht besteht. Außerdem ist es durch nichts erwiesen, daß die Chromatophoren der Säugetiere keine Erscheinungen der Pigmentverschiebungen aufweisen, da an histologischen Präparaten Zellen gefunden werden, bei denen das Pigment vollkommen konzentriert sich vorfindet, während andererseits Zellen mit reichverzweigten pigmentierten Fortsätzen vorhanden sind. Demnach kann man wohl nicht mit Sicherheit behaupten, die Pigmentzellen der Säugetiere und Vögel seien absolut unfähig, ihre Pigmentverteilung zu

ändern. Daß in der Tat auch bei Vögeln und Säugetieren Chromatophoren mit beweglichem Pigment vorkommen, lehren uns die Pigmentzellen des Auges, deren Verhalten unter verschiedenen experimentellen Bedingungen näher studiert worden ist, worauf einzugehen hier nicht der Ort ist, da diese Fragen von Hess in diesem Handbuch eingehend beleuchtet worden sind.

Wenn bis heute keine Angaben über die Bewegungen des Pigmentes in den Hautchromatophoren der Vögel und Säugetiere in der Literatur vorliegen, so rührt dies wohl hauptsächlich davon her, daß die Forscher, welche sich mit den Fragen der Pigmentphysiologie beschäftigt haben, sich diese Frage überhaupt nicht vorgelegt haben, oder sie als eine zu unwesentliche einer eingehenden Untersuchung nicht wert erachtet haben. Aber gerade von vergleichend-physiologischen Gesichtspunkten ausgehend, scheint es unbedingt notwendig, einwandfrei festzustellen, ob die Chromatophoren der Vögel und Säugetiere Pigmentbewegungen zeigen oder nicht, eine Aufgabe, deren Schwierigkeiten ich keineswegs verkenne.

Zweifellos spielt das Hautpigment bei den Vögeln und Säugetieren in physiologischer Hinsicht eine, wenn überhaupt, dann ganz untergeordnete Rolle, etwa einem rudimentären Organsystem vergleichbar. Dafür spricht auch der Umstand, daß bei diesen Tieren ein Farbenwechsel durch Chromatophorenfunktion unbekannt ist. Aber es wäre unrichtig, daraus zu schließen, daß die der Schutzfärbung dienenden Chromatophoren bei Vögeln und Säugetieren in ihrer Funktion deshalb in den Hintergrund gedrängt worden seien, weil eine wirksame Schutzfärbung auf andere Weise erreicht worden ist.

Ich habe schon früher (Fuchs, 39), bevor mir noch die Arbeiten von Weber (113) und der anderen Autoren bekannt waren, namentlich auf Grund der Hertelschen Arbeiten die Anschauung vertreten, die Chromatophoren seien bis zu einem gewissen Grade Sensibilisatoren für Formen der strahlenden Energie, deren Ausnützung unmöglich wäre, weil ohne Chromatophoren das absorbierende bzw. transformierende Medium fehlen würde. Unter dieser Voraussetzung gewinnt die Tatsache, daß den Vögeln und Säugetieren ein durch Chromatophoren bedingter Farbenwechsel fehlt, eine weittragende physiologische Bedeutung. Alle Tiere, bei denen ein ausgesprochener Farbenwechsel durch Chromatophoren vorhanden ist, sind poikilotherme Tiere, also Lebewesen, die nicht imstande sind, eine konstante Körpertemperatur zu erhalten. Diese Tiere besitzen nach Rubners (86) Auffassung nur eine physikalische, aber keine chemische Wärmeregulation. Da aber die Intensität der Oxydationen mit der Temperatur zunimmt und die höher organisierten Tiere einen intensiveren Stoffwechsel haben, so könnte durch die Chromatophorenfunktion wenigstens einigermaßen die den poikilothermen Tieren fehlende chemische Temperaturregulation ausgeglichen werden, da durch die Expansion und Retraktion der Chromatophoren eine Veränderung der Wärmestrahlung — Absorption — und vielleicht auch Wärmeleitung herbeigeführt wird, wie von mir (Fuchs, 40) des näheren erörtert worden ist.

Bei den homoiothermen Tieren, die eine genügende physikalische und chemische Wärmeregulation besitzen, um ihre Körpertemperatur auf einer gleichmäßigen Höhe zu erhalten, tritt die Mög-

lichkeit einer auch nur entfernt ausreichenden physikalischen Wärmeregulation durch die Chromatophorenfunktion ganz in den Hintergrund, da hier der wesentliche Faktor der physikalischen Regulation die Wasserverdampfung ist, der den im Wasser lebenden Poikilothermen natürlich fehlen muß.

Es verdient hier besonders hervorgehoben zu werden, daß bei sämtlichen luftatmenden Arthropoden, den Arachnoiden, Myriopoden und Hexapoden ein Farbenwechsel durch Pigmentbewegung in den Chromatophoren nicht bekannt ist. Und doch wäre es höchst sonderbar, wenn die große Zahl dieser Arthropoden einen Farbenwechsel zum Schutze gegen ihre Feinde weniger nötig haben sollte als die Crustaceen. Schon diese Besonderheiten der beiden Abteilungen innerhalb des Stammes der Arthropoden weisen darauf hin, daß das Chromatophorensystem primär unbedingt eine andere physiologische Bedeutung gehabt haben muß als die der Schutzfärbung. Es läßt sich auch hier wieder zeigen, daß gerade den in der Luft lebenden Arthropoden bis zu einem gewissen Grade eine physikalische Wärmeregulation durch Wasserverdampfung möglich ist, indem die Luft des den ganzen Körper durchsetzenden Tracheensystems, die beständig gewechselt wird, sich mit Wasserdampf sättigt, wodurch ein ähnlicher Regulierungsfaktor gegeben ist wie bei den in der Luft lebenden Vertebraten. Dieser Ueberlegung scheint aber das Verhalten der gleichfalls zum Teil wenigstens ausschließlich in der Luft lebenden Reptilien zu widersprechen, die trotz ihres Aufenthaltes in der Luft ein ausgesprochenes Chromatophorenspiel besitzen, wofür das Chamäleon das längstbekannte, geradezu klassische Beispiel ist. Und doch ist dieses scheinbar widersprechende Verhalten der Reptilien geradezu eine gute Stütze für die von mir vertretene Auffassung. Denn die Reptilien haben infolge ihrer Beschuppung oder Bepanzerung keine oder nur eine sehr geringe Möglichkeit einer physikalischen Wärmeregulation durch Wasserverdampfung von ihrer Hautoberfläche aus, da ihnen die Hautdrüsen fehlen. Ihnen bleibt als ausschließlichen Lungenatmern nur die Wasserverdampfung von der Lungenoberfläche übrig, die offenbar noch nicht ausreicht, um jede andere Möglichkeit einer Wärmeregulation überflüssig zu machen, so daß bei diesen Tieren das Chromatophorenspiel als Wärmeregulationsfaktor seine große Bedeutung beibehalten hat.

Ferner ist die Innervation der Chromatophoren die gleiche wie die der Organe der physikalischen Wärmeregulation bei den Homoiothermen (Fuchs, 40), was gleichfalls gegen eine vom Großhirn beherrschte Funktion spricht, die aber notwendig wäre, wenn es sich um eine durch das Auge vermittelte Farbenanpassung der Tiere an die Farbe der Umgebung handeln sollte.

Jedenfalls bieten uns diese rein physiologischen Ueberlegungen, die dem Chromatophorensystem eine physiologische organologische Bedeutung zuerkennen wollen, ein besseres Verständnis für die Tatsache, daß bei gewissen Tieren und insbesondere den höchsten Wirbeltierklassen ein ausgesprochenes Chromatophorenspiel fehlt, als die einseitig anthropomorphistischen Erklärungen, welche die Schutzfärbungshypothese bieten kann. Es ist gerade auf Grund dieser Hypothese unmöglich, zu verstehen, warum gewisse

Tiere diese sonst so günstigen Schutzbedingungen trotz des Vorhandenseins von Chromatophoren nicht erlangt haben sollten. Denn auch bei den Tieren mit Chromatophorenspiel waren doch nur Chromatophoren da, die erst im Laufe der Phylogenese Selektionswert erlangt haben konnten. Warum sollten aber gerade die Chromatophoren der Crustaceen oder der Reptilien Selektionswert erlangen, während die gleichwertigen Chromatophoren anderer Arthropoden oder der Vögel und Säugetiere keinen Selektionswert hatten, da diese Tiere ebenso gut wie die anderen einen solchen Schutz durch den Farbenwechsel gebrauchen konnten. Und welchen Schutz vor Feinden bieten die bei allen Tieren funktionierenden Chromatophoren der Retina? Keinen! Und trotzdem ist diese Funktion vorhanden, weil sie eben physiologisch bedingt ist als eine Organfunktion. Außerdem muß die Schutzfärbungshypothese ein Farbensehen der Tiere voraussetzen, das aber durch die bisher vorliegenden Versuche nur in beschränktem Umfange nachgewiesen ist, wie ich (Fuchs, 40) ausführlich gezeigt habe. (Siehe C. Hess, Gesichtssinn, in diesem Handbuch, Bd. IV.)

Bereits Semper (98) hat unzweideutig ausgesprochen, daß das in den Chromatophoren abgelagerte Pigment ein Produkt des Stoffwechsels sei, daß es mit der Schutzfärbung als solcher nichts zu tun hat, daß aber dieses Pigment sekundär eine schützende Bedeutung erlangt haben könne. Die Beziehungen zwischen Pigmentbildung und Stoffwechsel sind heute nicht mehr anzuzweifeln, wie die diesbezüglichen Ausführungen im Kapitel über die Crustaceen gezeigt haben. Da nun die Intensität des Stoffwechsels, wie alle chemischen Vorgänge, von der Temperatur beeinflußt werden, so wird es auch verständlich erscheinen, wenn durch den Stoffwechsel Produkte geliefert werden, welche der Regulierung der Körpertemperatur dienen, so daß wir im Pigment nicht ein physiologisch wertloses Produkt vor uns haben, das ausschließlich nur der Schutzfärbung dienen sollte.

Damit können wir die allgemeinen Betrachtungen über den Farbenwechsel der Wirbeltiere schließen und uns dem besonderen Verhalten der einzelnen Klassen zuwenden.

II. Fische.

A. Historisches.

Der Farbenwechsel der Fische ist einer der längstbekanntesten, denn schon Plinius[1]) erzählt in seiner Historia naturalis, daß die Römer der Kaiserzeit das Farbenspiel von *Mullus* kannten, die erst bei Tische in heißem Wasser getötet wurden und beim Absterben ein lebhaftes Farbenspiel zeigten. Ferner gibt Redi[1]) an, daß Aale, die mit „dem sehr schrecklichen Tabaköl (Nikotin?) vergiftet werden, sterbend weißlich werden, obgleich sie im Leben schwärzlich aussehen“. Auch Cetti[2]) (1771) erwähnt den Farbenwechsel sterbender Fische. Aber auch im Beginn des 19. Jahrhundert waren wichtige

1) Zit. nach G. van Rynberk, Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sogen. chromatische Hautfunktion). Ergebnisse der Physiologie, 5. Jahrg., 1906.
2) Zit. nach G. van Rynberk.

Beobachtungen über den Farbenwechsel der Fische gemacht worden, bevor noch die Elemente des Farbenwechsels, die Chromatophoren, bei den Fischen histologisch entdeckt worden waren.

Stark (74, 105) fand, daß einige Flußfische, so z. B. *Leuciscus phoxinus*, *Gasterosteus aculeatus*, *Cobitis barbatula* und *Perca fluviatilis* ihre Hautfarbe auf weißem Grund aufhellten, während sie auf schwarzem Grund dunkel wurden. Der genannte Autor verglich diese Erscheinung des Farbenwechsels mit dem des Chamäleons und faßte die Erscheinungen als eine Schutzfärbung auf. Ferner beschreibt er Kämpfe der Männchen von *Gasterosteus aculeatus* zur Laichzeit, wobei die Sieger eine lebhafte Färbung zeigen, während die Besiegten eine unscheinbare Färbung annehmen. Gloger (42) hebt hervor, daß *Salmo fario* seine Farbe variiert „nach der Verschiedenheit des Wassers in Hinsicht auf dessen Mischung, Tiefe, Grund, Beschattung oder Licht“ usw., und er „erleidet solche Veränderungen auch neuerdings durch Versetzung aus einem Wasser in das andere“. Auch Shaw (100) bewertet die von ihm an Lachsen gelegentlich der Aufzucht einer Lachsbrut gemachten Beobachtungen über den Farbenwechsel dieser Fische im Licht als Schutzfärbung, aber er fügt bescheiden hinzu: „die eigentlichen Ursachen dieser Wirkung aufzuklären, kann ich mir aber nicht anmaßen wollen“. Gleichzeitig hatte Rathke (82) eine Reihe von Beobachtungen über den Farbenwechsel der Fische veröffentlicht, die er während seiner Forschungsreise in der Krym gemacht hatte. Ueber *Gobius Melanio* Pall. berichtet Rathke folgendes: „Merkwürdig ist es mir gewesen, daß die schwarze Farbe, die bei anderen Fischen, deren Haut sie gewahr werden läßt, nach dem Tode derselben nicht leicht verschwindet, bei diesem Fisch, der sich dadurch vor anderen *Gobius*-Arten sehr auszeichnet, nach dem Tode an beschuppten Teilen und am Kopfe in sehr kurzer Zeit verschwindet, besonders wenn man ihn im Wasser liegen läßt, ohne daß jedoch das Wasser dabei gefärbt wird. Dasselbe ist auch der Fall, wenn man einen solchen Fisch auf einen trockenen Körper gelegt hat an derjenigen Seite, auf welcher er zu liegen gekommen ist. Weniger rasch dagegen verschwindet die Farbe an der nach oben gekehrten und der Luft ausgesetzten Seite.“ Ferner hat Rathke den Einfluß des Lichtes auf *Lepadogaster biciliatus* Risso beschrieben, die in einem dem diffusen hellen Sonnenlicht ausgesetzten Gefäße „in einer Zeit von kaum einer halben Stunde fast ganz ausbleichten, selbst an den roten Flossen, und sie erhielten ihre frühere Farbe nicht wieder, nachdem sie in die Dunkelheit gebracht und in ihr noch 24 Stunden am Leben gelassen waren“. Da diese gewiß beachtenswerten Beobachtungen Rathkes gänzlich unbekannt geblieben waren, so hielt ich es für notwendig, sie wortgetreu anzuführen, zumal später, namentlich durch v. Siebold (101), ähnliche Beobachtungen an absterbenden Fischen veröffentlicht worden sind, die allgemeine Beachtung fanden und in die Pigmentliteratur über Fische übergegangen sind. Freilich begnügte sich Rathke mit der Konstatierung der Tatsache, ohne eine Erklärung für seine Beobachtung zu geben, während v. Siebold eine mechanische Reizung, Druck, als Ursache für die Pigmentballung beim Erblassen annahm.

Eine genauere Untersuchung des Farbenwechsels wurde erst möglich, als die Elemente des Farbenwechsels, sowie die Bewegung

der Chromatophoren bei den Fischen entdeckt worden waren. van Rynberk schreibt diese Entdeckung fälschlich v. Siebold (101) und Buchholz (14) zu. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß die zuerst von Vogt (111) bei Salmonidenembryonen mikroskopisch genauer untersuchten Chromatophoren, deren Struktur dann von Leydig (57—59) sehr sorgfältig untersucht wurde, zumindestens von Kölliker (55) zuerst als kontraktile Gebilde angesprochen worden sind, obgleich Kölliker damals annahm, daß die außerordentlich kontraktilen Pigmentzellen der Fische infolge ihrer Bewegungserscheinungen ihren Ort verlassen und an andere Stellen rücken. Nachdem noch v. Wittich (116) die Ursache des Metallglanzes der Fische, die Interferenzzellen (Iridocyten), sorgfältig beobachtet hatte, leiten die Arbeiten von v. Siebold (101) und Buchholz (14) die neue Aera der Pigmentstudien bei Fischen ein, in der sowohl die Anatomie als die Physiologie der Chromatophoren eifrig ausgebaut wurde, da die meisten Forscher gleichzeitig nach beiden Richtungen hin ihre Untersuchungen ausdehnten. Die Hauptetappen des Ausbaues unserer Kenntnisse sollen in dieser historischen Skizze erwähnt werden, ohne daß hierbei auf selbst wichtige Details eingegangen werden kann, die im speziellen Teil dieses Abschnittes eine eingehende systematische Behandlung erfahren werden. v. Siebold (101) beschreibt direkt die Formveränderungen der roten und schwarzen Chromatophoren und nimmt an, daß das feinkörnige Pigment innerhalb einer kontraktilen Substanz suspendiert ist, durch deren Kontraktions- und Expansionsfähigkeit die verschiedenen Formen und Ausbreitungen der Chromatophoren der Fische bewirkt werden. Die Frage, ob es sich bei diesen Bewegungen um ein aktives Aussenden von Fortsätzen handelt, oder ob die Pigmentbewegung in präformierten Bahnen stattfindet, wird aber von v. Siebold nicht gestreift. Die Ursachen der Pigmentbewegung unterscheidet v. Siebold in äußere und innere; zu letzteren gehören die Farbenveränderungen während der Sexualperiode, zu den anderen die Farbenveränderungen durch die Temperatur und Beschaffenheit des Wassers, denen er einen besonders wichtigen Einfluß auf die Entwicklung und Expansion der Chromatophoren beimißt. Er hält auch die von Agassiz, Ayres und Storer veröffentlichte Beobachtung, daß gewisse Salmoneen ihre Farbe nach der Beschaffenheit des Grundes ändern, nur für eine Folge der Verschiedenheit des Wassers. Ferner hat v. Siebold beobachtet, daß mechanische Reizung der Haut selbst an toten Fischen, die während des Absterbens eine Kontraktion der Chromatophoren zeigen, eine Expansion, also Dunkelfärbung, hervorbringt. Es war ihm nicht entgangen, daß bei frisch getöteten Fischen die Haut an den Druckstellen abblaßt, „denn sehr dunkel gefärbte frisch getötete Forellen, welche ich in einem groben Fischnetz längere Zeit getragen habe, hatten allmählich einen vollständig weißen Abdruck des Netzes auf derjenigen Seite erhalten, welche von den Maschen und Knoten des Netzes gedrückt worden war, indem sich durch den ausgeübten Druck die schwarzen Chromatophoren auf ein Minimum zusammengezogen hatten“. Der Widerspruch der beiden Erklärungen scheint v. Siebold entgangen zu sein, denn wir erfahren nicht, warum das eine Mal die mechanische Reizung Expansion, das andere Mal Retraktion bewirken soll. Eine wirkliche Erklärung für diese beiden Beobachtungen wurde erst in den Jahren 1911/12 durch

die verdienstvollen Versuche von v. FRISCH (31—34) gegeben, der die Wirkungen von mechanischen Reizen, Sauerstoffmangel und Temperatur in sehr sorgfältiger Weise geprüft hat. In den Versuchen von v. SIEBOLD (101) handelte es sich um kombinierte Wirkungen der Anämie und mechanischer Reizung, die, wie die Erklärung v. SIEBOLDS zeigt, zu widersprechenden Angaben führen mußten. Erwähnenswert ist auch hier die Untersuchung von BUCHHOLZ (14), der gleichzeitig, aber ganz unabhängig von v. SIEBOLD, zuerst „formveränderliche“ Pigmentzellen bei Fischembryonen bereits am 2. Tage nach dem Ausschlüpfen gesehen hat, und zum ersten Male durch elektrische Reize die Chromatophoren in den Schwanzflossen erwachsener Cypriniden zur Kontraktion brachte.

POUCHET, dessen große Verdienste um die Chromatophorenforschung bereits in den früheren Abschnitten gebührend hervorgehoben wurden, hat in seinen zahlreichen in den Jahren 1872—1876 erschienenen Arbeiten, von denen nur die drei großen Abhandlungen (78—80) hervorgehoben seien, sowohl die anatomischen, wie die physiologischen Fragen der Lehre vom Farbenwechsel der Fische bearbeitet. Er hat Chromatophoren bereits vor dem Ausschlüpfen bei Macropoden beobachtet, untersucht dann die Gestalt und Formveränderungen der verschiedenfarbigen (braunen, schwarzen, gelben und roten) Chromatophoren. Auch die Wirkungsweise der Iridocyten versucht er auf Grund ihres mikroskopischen Baues zu erklären, die er nicht als die Wirkung dünner Plättchen (Interferenz) ansieht, sondern zu den Fluoreszenzerscheinungen zählt, eine Ansicht, die sich allerdings niemals der Zustimmung der Fachkreise erfreut hat. Endlich gibt POUCHET an, daß er mikroskopisch den Zusammenhang zwischen den Nervenfasern und Chromatophoren gesehen haben will, aber es kann nach den kurzen Angaben, die er darüber macht, keinem Zweifel unterliegen, daß er, wie viele seiner Nachuntersucher, einer Täuschung unterlegen ist und im besten Falle einen pigmentfreien oder wenig pigmentierten Fortsatz der Chromatophoren für die Nervenendigungen gehalten hat. Viel erfolgreicher und bahnbrechender sind seine physiologischen Versuche, auf denen auch heute noch die neueren Forscher fußen. Vor allem sind es die Beziehungen des peripheren und zentralen Nervensystems und der Augen zu den Chromatophoren, die von POUCHET durch feine operative Eingriffe studiert wurden, und die durch die späteren Forscher wenigstens in ihren wesentlichen Punkten bestätigt werden konnten. Die Durchschneidung peripherer Nerven (Spinalnerven und Trigeminus) ergab eine streng lokalisierte Lähmung der Chromatophoren im Ausbreitungsgebiet der durchschnittenen Nerven, die expandierten Chromatophoren dieser Bezirke reagierten nicht mehr, wenn sich die übrigen Chromatophoren der auf einen hellen Grund gebrachten Versuchstiere retrahierten. Da aber Durchschneidungsversuche des Rückenmarkes in verschiedenen Höhen keinen Einfluß auf den Farbenwechsel ausübten, so nahm POUCHET an, daß die koloratorischen Nerven auf dem Wege durch den Sympathicus zu den peripheren Nerven gelangen, nachdem die Durchschneidung des Lateralnerven keinen Einfluß zeigte. Dagegen brachte die Zerstörung des Sympathicusgrenzstranges die gleichen Lähmungserscheinungen hervor, wie die Durchschneidung der peripheren Nerven.

Ausgehend von Angaben früherer Autoren über die Wirkung des Aufenthaltsortes der Fische auf ihre Farbe, wurde die Fähigkeit der Versuchstiere (*Rhombus*, *Gobius*, *Solea*) geprüft, sich der Farbe des Grundes anzupassen. Diese Anpassungsfähigkeit (Untergrundproblem) konnte nach Pouchet nur durch die Augen vermittelt werden; Abtragung der Augen ergab den Verlust der Anpassungsfähigkeit an die Farbe des Grundes, die operierten Tiere zeigen eine gleichmäßig mittlere Dunkelfärbung, welche durch den Eigentonus der Chromatophoren bewirkt wird.

Zur gleichen Zeit wie Pouchet studierte Heincke (45) den Farbenwechsel bei *Gobius* und *Syngnathus*; er gibt eine genaue Beschreibung der verschiedenfarbigen Chromatophoren und ihrer topographischen Anordnung. Die Pigmentzellen hält er für Bindegewebszellen, welche als amöboide Zellen die Fähigkeit haben, Fortsätze auszusenden und wieder einzuziehen. Eingehend wird die Farbenanpassung der Syngnathiden an ihre Umgebung beschrieben, indem diese Fische nicht nur die Farbe, sondern auch die Zeichnung der verschiedenen Seegrasblätter (*Zostera* und *Nerophis*), zwischen denen sie leben, nachahmen. An *Gobius Ruthensparri* wurde der Einfluß der Beleuchtung und des Untergrundes experimentell studiert mit dem Ergebnis, daß das Versuchstier in hohem Grade die Fähigkeit hat, seine Farbe in außerordentlich kurzer Zeit der Farbe des Grundes anzupassen. Sind der Farbe des Grundes entsprechende Chromatophoren vorhanden, dann expandieren diese und nähern so die Farbe des Tieres der des Grundes. Sind aber keine entsprechend gefärbten Chromatophoren vorhanden, dann retrahieren sich sämtliche Chromatophoren, so daß der Körper durchsichtig wird und gleichfalls der Farbe des Grundes angepaßt erscheint. Auch den Iridocyten wird Beweglichkeit zuerkannt, wodurch ein Wechsel des Glanzes ermöglicht wird.

Die außerordentlich wichtigen Versuche blieben bis in die neueste Zeit ohne Nachprüfung, bis Šećerov (99) die Versuche in einer allerdings sehr anfechtbaren Weise wieder aufnahm. Doch hat neuerdings Gamble (41) an *Crenilabrus melops* eine höchst merkwürdige Beobachtung veröffentlicht, indem dieses Tier in farbigem Licht eine komplementäre Färbung annimmt. Aber v. Frisch (34) konnte zeigen, daß *Crenilabrus Roissali* keine solche Komplementärfarbe zeigt, sondern in rotem Licht seine roten Chromatophoren stark expandiert. Auch *Phoxinus laevis* besitzt bis zu einem gewissen, allerdings beschränkten Grade die Fähigkeit, sich rotem und gelbem Licht in seiner Eigenfärbung durch Expansion der entsprechenden Chromatophoren anzupassen, aber in andersfarbigen Lichtern findet keine Farbenanpassung, sondern nur eine Anpassung an die Helligkeit statt.

Nach dieser Einschiebung wollen wir in der Geschichte der Pigmentforschung fortfahren. In den nächsten anderthalb Dezennien nach den Arbeiten Pouchets und Heinckes sind prinzipielle Fortschritte auf dem uns interessierenden Gebiet nicht zu verzeichnen, obwohl eine Reihe von Forschern unser Thema bearbeitet und manche wertvolle Einzelheiten namentlich auf anatomischem und entwicklungsgeschichtlichem Gebiet bekannt wurden. Erst Solger (102—104) gelang es wieder, einen wesentlichen Schritt vorwärts zu tun, indem er die Kernverhältnisse der Fischchromatophoren unter-

sucht und die Attraktionssphäre auffindet. Ferner hat er auf Grund seiner sorgfältigen mikroskopischen Untersuchungen feststellen können, daß die Pigmentbewegungen in den Chromatophoren der Fische auf präformierten Bahnen erfolgt und nicht als Aussenden amöboider Fortsätze aufzufassen ist.

Eine bedeutungsvolle Erweiterung unserer Kenntnisse sind die Untersuchungen von Cunningham (19, 20). Leider waren mir nur zwei seiner Abhandlungen zugänglich. Der Autor untersuchte sehr eingehend die Topographie und Anatomie der Chromatophoren und Iridocyten verschiedener Fische und versuchte mit Erfolg an der sonst ungefärbten Unterseite der Flachfische durch konstante Beleuchtung dieser Unterseite Pigmentbildung hervorzurufen. In diesen Versuchen wurde der erste experimentelle Beweis für den Einfluß des Lichtes auf die Pigmentbildung geliefert.

Obgleich Pouchet, wie bereits erwähnt wurde, den anatomischen Zusammenhang zwischen Nerven und Chromatophoren gesehen zu haben glaubte und Lode (68) gleichfalls die mehr oder weniger pigmentfreien Protoplasmafortsätze der Chromatophoren irrtümlich als die letzten Nervenendigungen beschrieben hatte, so war es erst Ballowitz (1—3) und Eberth (21, 22) vorbehalten, die Nervenendigungen an den Chromatophoren histologisch darzustellen. Beide Autoren hatten gleichzeitig und vollkommen unabhängig voneinander in allen wesentlichen Punkten übereinstimmende Resultate erlangt; damit war der Schlußstein gelegt in der Kette der Untersuchungen, welche durch physiologische Versuche den Einfluß des Nervensystems auf die Chromatophoren unzweifelhaft dargetan hatten.

Nun folgen in der Zeit von 1900 an eine große Reihe wertvoller experimenteller Einzeluntersuchungen zur Anatomie und Physiologie der Fischchromatophoren, die beachtenswerte Detailfragen klären, welche von den früheren Forschern nicht entsprechend gewürdigt worden waren. Aber eine prinzipiell neue Tatsache wurde nur durch die sehr sorgfältigen Arbeiten von v. Frisch (31) zutage gefördert, der zeigen konnte, daß bei *Phoxinus laevis* durch Belichtung des Parietalfleckes (Pinealorgan, Epiphyse) die Chromatophoren zur Expansion gebracht werden; dadurch wurden unsere Kenntnisse von den koloratorischen nervösen Zentralorganen und der Funktion der Epiphyse im besonderen wesentlich erweitert.

B. Färbung und Zeichnung.

Nach dieser kurzen historischen Uebersicht über den Entwicklungsgang der Forschungen über den Farbenwechsel der Fische gehen wir zur systematischen Darstellung der gesamten Forschungsergebnisse über und beginnen mit den für unsere Betrachtungen wichtigen allgemeinen Grundprinzipien der Färbung und Zeichnung der Fische.

Trotz der vielen Mannigfaltigkeiten der Färbung der Fische, welche noch durch verschiedene Anordnung der Zeichnung erhöht wird, kann diesen oft sehr auffälligen äußeren Erscheinungen kein systematischer (taxinomischer) Wert zuerkannt werden, wie be-

reits v. Siebold (101) betont hat, weil die Färbung sehr wechselt. Neuere Untersucher (Kammerer, 49; Mayerhofer, 70; v. Frisch, 31 u. a.) haben ferner gezeigt, daß auch die Zeichnung sowohl unter den natürlichen Lebensbedingungen als auch durch experimentelle Einwirkungen sich zu ändern vermag; aber selbst bei extremem Farbenwechsel zeigen *Solea* und *Rhomboidichthys* an ganz aufgehellten Exemplaren „noch einen Schatten der für jede Art charakteristischen Zeichnung“ (van Rynberk, 89). Doch darf hieraus noch nicht geschlossen werden, daß für die Zeichnung der Fische die Anordnung der Chromatophoren von ausschlaggebender Bedeutung sei, etwa in der Weise, daß an den einzelnen Stellen, wo eine besondere Zeichnung, z. B. dunkle Bänder, hervortritt, die Chromatophoren besonders zahlreich liegen, während sie in den hellen Zwischenräumen fehlen. Die Untersuchungen Mayerhofers (70) am Hecht (*Esox lucius*) haben vielmehr ergeben, daß die dunklen Chromatophoren gleichmäßig über die Haut verteilt sind, und die dunklen Bänder nur dadurch entstehen, daß die Chromatophoren der hellen Hautpartien retrahiert sind, während sie in den dunklen expandiert sind. Damit stimmen auch die Beobachtungen von v. Frisch (31) über die Fleckenzeichnung bei der Forelle (*Salmo fario*) überein. So lange die Fische ihren Dottersack noch haben, ist die Fleckenzeichnung noch nicht zu erkennen, die Pigmentzellen sind am ganzen Körper gleichmäßig expandiert. Erst mit dem Schwinden des Dottersackes erscheinen die hellen und dunklen Flecke, aber die Untersuchung lehrt, daß in den ersten Wochen noch keine ungleiche Verteilung der Chromatophoren vorhanden ist, sondern die dunklen Flecke nur durch die Expansion der Pigmentzellen an diesen Stellen hervorgebracht werden. Später finden sich allerdings an den dunklen Stellen zahlreichere Chromatophoren als an den hellen, aber auch dann sind die Chromatophoren der dunklen Flecke expandiert. Diese Expansion ist für das Zustandekommen der Zeichnung viel wichtiger als die vermehrte Zahl der Chromatophoren, was schon aus der hinlänglich bekannten Tatsache hervorgeht, daß auch am vollständig ausgewachsenen Tier die Fleckenzeichnung vorübergehend vollständig verschwinden kann. Die angeführten Beispiele zeigen, daß die Zeichnung in der Hauptsache physiologisch bedingt ist. Eine Unterstützung dieser Auffassung bieten die Beobachtungen van Rynberks (88) an *Scyllium canicula* und *catulus*, bei denen die Hautpigmentierungen mit der Nervenanordnung übereinstimmen und vollständig segmentale Verteilung den einzelnen Metameren entsprechend aufweisen. Es wurde bereits erwähnt, daß Hofmann für die Cephalopoden (s. diese) ebenfalls annimmt, daß die Zeichnung physiologisch bedingt ist, doch konnte diese Annahme nicht als bewiesen gelten, weil bei den Cephalopoden keine entsprechenden Untersuchungen über die Zahl der Chromatophoren in den verschiedenen Hautbezirken vorliegen. Daß natürlich sekundär die Zeichnung der Fische auch durch die verschiedene Anzahl der Chromatophoren in den einzelnen Hautbezirken mitbedingt wird, kann keinem Zweifel unterliegen.

Die Farbe der Fische selbst hängt in erster Linie von der Farbe der in den Chromatophoren vorhandenen Pigmente ab, welche von schwarz, dunkelbraun, rot, gelb, grün bis blau wechseln kann. Da aber alle Fische neben den bunten Chromatophoren auch schwarze

Melanophoren besitzen, so kann natürlich ein gegebener Farbenton durch verschiedene Expansionsgrade der Melanophoren verschieden nuanciert werden, also heller oder dunkler erscheinen, ganz abgesehen davon, daß die bunten Chromatophoren selbst wieder durch ihre Expansion und Retraktion die Sättigung eines Farbentones ändern können. Ferner spielt bei der Färbung auch noch der diffuse Farbstoff, z. B. Grün oder Blau, eine Rolle, der in den verschiedensten Geweben vorhanden sein kann.

Endlich kommen für die Fischfärbung noch jene Elemente in Betracht, welche den Silber- und Goldglanz bedingen und in der Argentea eine fast kontinuierliche Lage darstellen, während die isolierten Iridocyten das oft prächtige Schillern und Irisieren hervorrufen.

Alle diese Färbungselemente vereinigen sich zu einem oft sehr lebhaften Farbenreichtum. Gewöhnlich zeigt sich dann die Anordnung in der Weise, daß der Rücken und die angrenzenden Anteile der Seiten in wechselnder Ausdehnung durch Chromatophoren mehr oder weniger dunkel gefärbt sind, während der Bauch und die angrenzenden Seitenteile einen verschieden intensiven Silber- oder auch Goldglanz zeigen. Doch fehlt bei den meisten Fischen an der eigentlichen Bauchseite der Silberglanz, und sie zeigen daselbst nur ein mattes reines Weiß. Aber dieses allen geläufige Schema der Fischfärbung zeigt viele Abweichungen, welche namentlich von den Anhängern der Schutzfärbungshypothese auf das einfachste erklärt werden. So weist Popoff (77) mit besonderem Nachdruck darauf hin, daß nur die pelagisch in den oberen Schichten des Meeres lebenden Fische den prachtvollen Silberglanz der Unterseiten zeigen, während die Bewohner der Flüsse und nichtklaren Seen einen gelblichen Schimmer haben. Bei Tiefseefischen ist eine Differenzierung in der Bauch- und Rückenfärbung gewöhnlich nicht vorhanden, die Fische sind gewöhnlich gleichmäßig dunkel und bei Fischen, welche in einer Tiefe etwa oberhalb 500 m leben, ist eine Andeutung dieser Färbungsdifferenzierung zwar vorhanden, aber die Verschiedenheiten der Rücken- und Bauchfärbung sind nur verschwommen.

Es war natürlich das Nächstliegende für die Naturforscher der Darwinistischen Zeit, alle diese Färbungen als durch Selektion hervorgerufene Schutzfärbungen zu erklären, wobei nur allzuoft die kompliziertesten und gewagtesten Hilfshypothesen gemacht werden mußten. Aber auch vor Darwin hatten die Autoren namentlich mit Rücksicht auf die Farbenanpassung der Fische an den Untergrund den ganzen Farbenwechsel als eine Schutzfärbung angesehen, wie es bereits Stark (74, 105) und Shaw (100) taten. Daneben wurde die Bedeutung des Farbenwechsels für die geschlechtliche Zuchtwahl besonders betont, wie es ganz ausdrücklich von Coste (17) für die Männchen von *Gasterosteus aculeatus* geschehen ist; und nach Heincke (45) ist der Farbenwechsel dieses Tieres in erster Linie durch die außerordentlich ausgeprägten sexuellen Differenzen bedingt, viel mehr als infolge des örtlichen Schutzes. Aber in den letzten Jahren hat doch die Wertschätzung des „Hochzeitskleides" einigen Abbruch erfahren. Kammerer (49) beschreibt die brillante Färbung des Flußbarsches (*Perca fluviatilis*) während der Sexualperiode sehr ausführlich. Da aber diese Farben, wenn auch in verminderter Intensität, das

ganze Jahr hindurch zu sehen sind, so stellen sie kein spezifisches Hochzeitskleid dar, sondern werden durch die sexuelle Erregung hervorgebracht. „Da das Laichen im Dunkeln stattfindet, so können die prächtigen Farben unmöglich als Reizmittel für die Weibchen aufgefaßt werden, sondern es sind einfach die physiologischen Folgen und Begleiterscheinungen erhöhter Lebenstätigkeit." Auch v. Frisch (34) nimmt an, daß das Hochzeitskleid der Ellritze (*Phoxinus laevis*) direkt durch die geschlechtliche Erregung hervorgebracht wird.

In den letzten Jahren ist besonders die Bedeutung des Silberglanzes der Fische für die Schutzfärbung lebhaft diskutiert worden (Popoff, 77; Franz, 27; Kapelkin, 50). Die schon erwähnte Tatsache, daß die meisten pelagisch lebenden Fische einen Silberglanz an den unteren und seitlichen Körperpartien besitzen, während die meisten Tiefseebewohner durchaus dunkel gefärbt sind, veranlaßt Popoff anzunehmen, daß diese Färbung einen Schutz vor Feinden bieten muß. Die in bestimmten Höhen des Wassers lebenden Beutefische sollen dann, wenn sie von ihren Feinden angegriffen werden, nach oben hin ausweichen. Da nun den im Wasser schwimmenden Fischen die Oberfläche des Wassers infolge der Totalreflexion des Lichtes silberglänzend erscheinen soll, so bietet der Silberglanz die beste Schutzfärbung vor den Feinden. Nun weist aber Franz (27) darauf hin, daß die kleinen Fische, also die Beutefische, durchaus nicht immer in den oberen Schichten schwimmen und auch nicht vor ihren Feinden nur nach oben ausweichen, und daß auch die Wasseroberfläche, von unten gesehen, nicht silberglänzend, sondern weiß erscheint, somit alle drei Voraussetzungen Popoffs für die Schutzfärbung eigentlich nicht zutreffen. Aus diesen Gründen nimmt Franz an, daß der Silberglanz nur dazu bestimmt ist, möglichst viel Licht zu reflektieren, so daß die Fische, von unten gesehen, in der jeweiligen Farbe des vom Wasser nach unten reflektierten Lichtes erscheinen. Nun gibt es aber auch Ausnahmen von dem gewöhnlichen Verhalten; so ist z. B. *Scomber scomber*, der gleichfalls an der Oberfläche des Meeres lebt, dunkel oder trüb, während unter den Tiefseegadiden auch solche mit lebhaftem Silberglanz vorkommen. Dieser Silberglanz soll nun im Besonderen Schutzmittel gegen das Vorhandensein der Leuchtorgane bei den Feinden sein. Kapelkin (50) umgeht diese unbefriedigende Erklärung dadurch, daß er meint, der Silberglanz der Tiefseefische sei ein Residuum des früheren pelagischen Lebens in den oberen Schichten, die Fische hatten noch nicht Zeit genug, bei ihrer Wanderung nach der Tiefsee den für sie wertlosen Silberglanz zu verlieren. Kapelkin geht sogar noch weiter in den Details der Anpassung als Popoff und Franz. Der Silberglanz findet sich nur an den Seiten und erstreckt sich um so weiter, je mehr der Fisch seitlich zusammengepreßt ist, während die dem Boden zugekehrte Bauchseite weiß, ohne Silberglanz ist; denn über dem Kopfe des im Wasser befindlichen Beschauers kann es keinen Silberglanz geben. Der Silberglanz selbst ist noch eine besondere Anpassung an das bewegte Wasser, das einzelne Silberstreifen zeigt, die von den einzelnen Wellen herrühren und Fischen ganz ähnlich sind.

Der unvoreingenommene Beurteiler der ganzen Frage wird wohl ohne weiteres zugeben müssen, daß keine der angeführten Erklärungen auch nur einigermaßen befriedigen kann, denn alle haben

stillschweigend zur Voraussetzung, daß die Fischfeinde ihre Beute immer nur von unten her angreifen, was sicher nicht zutrifft; ferner trägt die ganze Betrachtung der doch sich stetig ändernden Stellung der Sonne vom Horizont über den Zenit zum Horizont keine Rechnung, denn damit ändert sich der Einfallswinkel des Lichtes und somit auch die Bedingungen, unter denen eine Totalreflexion zustande kommen kann. Endlich darf nicht übersehen werden, daß auch ein weißer undurchsichtiger Körper, der gegen einen weißen Grund gesehen wird, der sich oberhalb des Beschauers befindet, und der von oben her beleuchtet wird, dunkel erscheinen muß. Jedenfalls ist es klar, daß die angeführten anfangs sehr plausibel erscheinenden Erklärungsversuche für die Ursachen des Silberglanzes der Fische einer strengen Prüfung nicht standhalten.

C. Morphologie der Chromatophoren.

1. Anordnung der Chromatophoren.

Was die Lage der verschiedenen Chromatophoren anbelangt, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß sie sowohl in der Epidermis, als auch in der Cutis angetroffen werden, aber die Hauptmasse der Chromatophoren liegt in der Cutis. Kölliker (55) vertrat auf Grund seiner Untersuchungen an *Rhinocryptis* (*Lepidosiren*) den Standpunkt, daß die in den tieferen Lagen der Epidermis vorkommenden „Pigmentramifikationen" von Zellen ausgehen, die in den obersten Lagen der Cutis ihren Sitz haben. Auch die von H. Müller (72) in der Epidermis von *Acipenser* beobachteten Pigmentzellen dürften nach Kölliker aus der Cutis in die Epidermis eingewandert sein; denn damals schrieb Kölliker den Chromatophoren noch eine aktive amöboide Beweglichkeit zu, eine Anschauung, die er später aber ganz entschieden verlassen hat. Auch v. Siebold (101) lokalisiert die Chromatophoren der Fische nur in die Cutis. Damit stimmen überein die Angaben von Emery (24) für *Fierasfer acus*, von Ballowitz (1), von Leydig (66) für *Anguilla vulgaris*. Die meisten Autoren haben aber, seit F. E. Schulze (95) die Chromatophoren in der Epidermis beschrieben hat, neben den Chromatophoren der Cutis auch solche in der Epidermis gefunden. Doch scheinen nach F. E. Schulze nicht alle Fische Chromatophoren in der Epidermis zu besitzen. Die Chromatophoren liegen unregelmäßig zerstreut zwischen den Epidermiszellen, verschieden reichlich bei verschiedenen Fischarten, ja selbst bei ein und demselben Individuum in den verschiedenen Hautpartien. Die tiefe Schicht der Epidermis ist frei von Pigmentzellen, während in den höheren Lagen, besonders an der Grenze der tiefen Zylinderzellen, eine fast zusammenhängende Lage der Chromatophoren gefunden wird. Doch scheinen in der Anordnung der Pigmentzellen bei den verschiedenen Fischen sehr weitgehende Unterschiede zu bestehen; Pouchet (80) beschreibt unverzweigte Chromatophoren im Epithel von *Trigla* und stark verzweigte bei *Rhombus*. Nach Cavalié (16) enthält die Rückenhaut von *Torpedo Galvani* in der Cutis an der Grenzschicht gegen die Epidermis die Chromatophoren, deren Fortsätze in der oberflächlichen Schicht der Cutis parallel zur Oberfläche verlaufen, manchmal aber zwischen die Zellen der Epidermis reichen. In der Epidermis selbst finden sich gleichfalls zahlreiche Chromatophoren, welche die Epidermiszellen und auch die Becherzellen ähnlich wie Nervenendigungen umspinnen. Die vollkommen isolierten Pigmentzellen liegen mit ihren Körpern in den tieferen Epidermisschichten, niemals in den oberflächlichen, doch reichen die Fortsätze bis zur Oberfläche der Epidermis. Bei den Pleuronectiden kommt nach Cunningham und Mac Munn (20) reichlich körniges Pigment in der Epidermis vor, aber es ist in Massen zwischen den Epidermiszellen vorhanden, welche

Teile von Verzweigungen der Chromatophoren zu sein scheinen. Das Epidermispigment hat keine physiologische Bedeutung. Die Chromatophoren liegen bei den Flachfischen in der Cutis zwischen der Oberfläche der Schuppen und der Epidermis (Cunningham, 19). Bei *Phoxinus laevis* liegt das Pigment hauptsächlich in zwei Schichten an der äußeren und inneren Grenzfläche der Cutis, doch kommen gelbe Chromatophoren auch in der Epidermis vor (v. Frisch, 34).

Ganz abgesehen von den auffälligen Zeichnungsflecken von bestimmter Farbe, die natürlich durch eine besonders starke Anhäufung der entsprechend gefärbten Chromatophorenart zustande kommt, scheint doch eine besondere Gesetzmäßigkeit in der Verteilung und Anordnung der verschieden gefärbten Chromatophoren zu bestehen. Im allgemeinen sind die schwarzen Chromatophoren gleichmäßiger verteilt und zahlreicher als die anders gefärbten. Wohl kommen bei jungen Tieren Ausnahmen von dieser Regel vor, indem z. B. bei *Gobius Ruthenspari* die gelbweißen und gelbgrünen Chromatophoren zahlreicher sind als die schwarzen, aber bei älteren Tieren überwiegen auch hier die Melanophoren (Heincke, 45). Besonders untersucht wurde die Farbenverteilung von Prowazek (81), der eine regelmäßige Aufeinanderfolge der Pigmente beschreibt. Von oben nach unten folgen nacheinander zuerst Schwarz, dann Rot, dann Orangerot, endlich Gelb. Eine solche Anordnung findet sich bei *Trigla hirudo,* ähnlich ist sie auch bei *Blennius tentaculatus*, sowie bei *Labrus*. Auch bei jungen Fischen ist bereits diese Pigmentfolge vorhanden. Eine besonders merkwürdige histomechanische Anordnung zeigen nach Prowazek die Chromatophoren, sie folgen den Linien des geringeren Widerstandes im Gewebe und senden auch in dieser Richtung ihre Fortsätze aus. So drängen sich bei Jungfischen von *Blennius, Gobius* die Chromatophoren längs der Seitenlinien empor, und in den Rückenflossen von *Trigla lineata* sind die schmutzig grünlichen, sowie die gelben und roten Pigmentzellen ganz regelmäßig in den Spannungslinien angeordnet. Die vielfach angenommene Beziehung der Lagerung der Chromatophoren zu den Blutgefäßen stellt Prowazek ganz entschieden in Abrede. Wo aber dennoch eine solche Anordnung längs der Blutgefäße besteht, so ist hier die Pigmentbildung nicht auf die Blutgefäße zu beziehen, sondern hier handelt es sich nur darum, daß in der Richtung der Gefäße ein geringerer Wachstumswiderstand besteht, und die Chromatophoren diesen Richtungen folgen. Diese Untersuchungen Prowazeks sind leider bisher wenig beachtet worden, trotzdem es dringend notwendig wäre, sie an einem großen Material zu prüfen, da ihnen eine prinzipielle Bedeutung zukommt. Denn wenn die Anordnung der Chromatophoren wirklich den histo-mechanischen Spannungslinien entspräche, dann wäre die Zeichnung der Fische in einer Weise erklärbar, welche a fortiori die Unhaltbarkeit einer Schutzfärbung durch Zeichnung beweisen würde. Dann könnte man von einer kausalen Erklärung des Zustandekommens der Zeichnung sprechen, die uns vollauf befriedigen würde.

Wenn auch die Hauptmasse der Chromatophoren in der Haut angetroffen wird, so finden sich doch auch beträchtliche Mengen von Chromatophoren in den inneren Organen, so im Verdauungskanal. Bei *Gobius niger* finden sich in sehr frühem Alter sehr große Chromatophoren an der Innenseite des Mundes, und bei jungen *Gymnetrus,* die ganz durchsichtig sind, liegt eine große Chromatophore in der Nähe des Anus (Pouchet, 80); bei *Acipenser Nacarii* kommen einzelne stark verzweigte Pigmentzellen in den Nasenfalten vor (Leydig, 58), bei Heringen große Pigmentzellen in der Zunge (Ballowitz, 3). Häufig sind Chromatophoren im Peritoneum beschrieben worden, so z. B. von Cunningham und Mac Munn (20) große schwarze Pigmentzellen nebst einem gelben Pigment bei *Siphonostoma typhle*, von Emery (24) braune Pigmentzellen bei *Fierasfer acus* usw. Ein bekanntes Objekt für das Vorkommen großer Chromatophoren ist die Schwimmblase von *Fierasfer acus* (Emery, 24). Die Beziehungen zwischen Chromatophoren

und Zentralnervensystem sind auch bei den Fischen nicht unbeachtet geblieben. Schon LEYDIG (58) hat bei *Acipenser naso* in der Schädelkapsel eine weiche Masse beschrieben, welche zahlreiche verzweigte Pigmentzellen besitzt; in der Pia mater finden sich zahlreiche schwarze und goldglänzende Chromatophoren. Eine besondere Erwähnung verdient die Beobachtung POUCHETS (80), daß bei dem sonst keine Chromatophoren besitzenden *Amphioxus* diese nur im Zentralnervensystem vorhanden sind. EMERY (24) beschreibt bei *Fierasfer* braune Pigmentzellen, welche die Wirbelsäule umgeben, sowie solche in den Hirnhäuten; ferner finden sich Chromatophoren außer im Neural- auch im Hämalkanal der Fische (BOLK, 11). Das regelmäßige Vorkommen von Pigmentzellen in den Hüllen, ja selbst in der Adventitia der Blutgefäße wird von POUCHET (80) und anderen Autoren verzeichnet, und auch bei Fischen sind die Chromatophoren dicht an die Kapillaren gelagert, was besonders deutlich an der Rücken- und Schwanzflosse der Forelle zu beobachten ist (LODE, 68). Gerade diese Beziehung zu den Gefäßen hat die meisten Autoren dazu geführt, besondere Schlüsse auf die Pigmentbildung aus dieser anatomischen Anordnung zu ziehen, doch scheint es sich hier, wie bereits erwähnt, um rein histomechanische Anordnungen zu handeln (PROWAZEK, 81).

Besonderes Interesse verdient die segmentale Anordnung der Chromatophoren, die namentlich während der Entwicklungsperiode der Fische sehr deutlich hervortritt. Sie ist von POUCHET (80) bei jungen 8—10 cm langen Aalen beschrieben worden, bei denen die Chromatophoren zu beiden Seiten der Wirbelsäule so gelagert sind, daß jedem Wirbel eine große Chromatophore entspricht. Genauer untersucht wurde die segmentale Anordnung von VAN RYNBERK (87, 88) bei *Scyllium catulus* und *Scyllium canicula*, ferner von BOLK (11), sowie von GAMBLE (41) bei *Crenilabrus melops*.

Endlich sei noch erwähnt, daß FRANZ (29) die Anordnung der Chromatophoren bei Fischarten für so charakteristisch hält, daß sie „die beste spezifische Charakteristik für die Systematik" abgibt, er legt ihnen eine ähnliche taxinomische Bedeutung bei wie KEEBLE und GAMBLE den Crustaceenchromatophoren.

2. Bau der Chromatophoren.

Die Form der Chromatophoren wechselt wie bei den Crustaceen einmal nach dem jeweiligen Ballungszustand, dann aber auch bei verschiedenen Arten und vor allem je nach der Farbe der Zellen, so daß sich für die verschiedenfarbigen Zellen charakteristische Zellformen konstatieren lassen. Im allgemeinen zeigen alle expandierten Chromatophoren eine sternförmige Gestalt mit mehr oder weniger reichverzweigten Fortsätzen, wobei der Zellkörper ein mehr oder weniger gleichseitiges rundliches Polygon darstellt; aber es gibt auch abweichende Formen, wie z. B. die Pigmentzellen am Flossensaum von *Pleuronectes platessa*-Larven, die eine mehr gestreckte Form besitzen (FRANZ, 29), ebenso die Chromatophoren zwischen den Flossenstrahlen erwachsener Teleostier (ZIMMERMANN, 120) (Fig. 53). Larven von *Blennius trigloides* zeigen an den Brustflossen große, langgestreckte Pigmentzellen, von denen solche beobachtet wurden, deren langer Durchmesser 0,36 mm, deren kurzer nur 0,15 mm betrug.

Die Größe der Zellen wechselt sehr bedeutend bei den verschiedenen Arten, so fallen nach BOLK (11) die Chromatophoren von *Belone* durch ihre Kleinheit auf, was BOLK mit der grünen Farbe der Chromatophoren in Beziehung bringt, da nach HEINCKE (45) die grünen Pigmentzellen kleiner und nicht so formenreich sind wie die schwarzen. Ebenso besitzen Pleuronectiden kleine dunkle undurchsichtige Chromatophoren (BALLOWITZ, 3), ferner erwähnt POUCHET (80), daß die schwarzen Chromatophoren von *Hippocampus* und *Trigla* klein sind. Auch die dunklen Chromatophoren des Hechtes sind verhältnismäßig klein und sehr regelmäßig geformt und meist nur mit kurzen Fortsätzen versehen; auch bei anderen Knochenfischen

kommen solche Formen vor, obwohl meist die Zellen größer sind, wie besonders die dunklen Chromatophoren in der Kopfgegend des Flußbarsches durch ihre Größe auffallen. Es sind große abgeplattete Zellen von beträchtlicher Dicke, meist wenig durchsichtig, von unregelmäßiger Gestalt mit vielen unregelmäßigen Fortsätzen (Ballowitz, 3). Die großen dunklen Chromatophoren von *Gadus* sind besonders von Ballowitz (3) und Franz (29) beschrieben worden, wobei der letztgenannte Autor angibt, daß die Zellen oft millimetergroß sind. Auch *Trachinus draco* besitzt an den Seiten große Chromatophoren (Pouchet, 80). Die größten und zierlichsten Chromatophoren sind die zuerst von Emery (24), später von Zimmermann (120) im Bauchfell von *Fierasfer acus* beschriebenen braunroten Zellen.



Fig. 53,

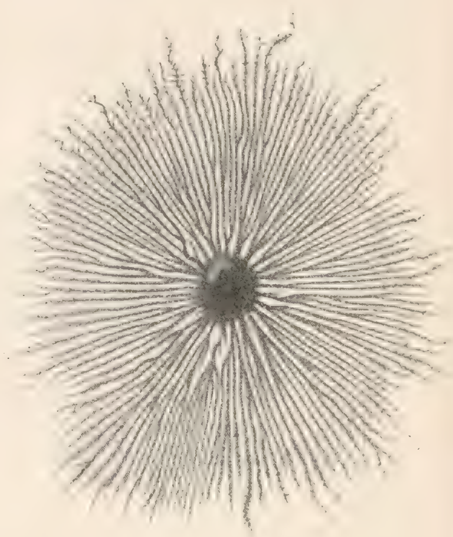


Fig. 54.

Fig. 53. *Pleuronectes platessa,* sehr junge Larve. Chromatophore aus dem Flossensaum. (Nach Franz.)

Fig. 54. *Fierasfer acus.* Braune Pigmentzelle aus dem Bauchfell. In der Mitte der Zelle stärkere Pigmentanhäufung mit den beiden Kernen. (Nach Zimmermann.)

Es wurde bereits oben erwähnt, daß die grünen Chromatophoren sehr klein sind. Auch die gelben Chromatophoren, z. B. bei *Blennius trigloides* (Zimmermann, 120), sind kleiner als die braunen, das gleiche gilt auch von den roten Pigmentzellen (v. Siebold, 101), doch hat Knauthe (52), ein allerdings nicht ganz zuverlässiger Beobachter, angegeben, daß die roten Chromatophoren von *Leuciscus phoxinus* oft ebenso groß, mitunter sogar größer sein sollen als die schwarzen Chromatophoren.

Die auffälligsten Variationen zeigen die Fortsätze, ganz abgesehen von den Verschiedenheiten, welche natürlich durch den jeweiligen Expansionszustand des Pigmentes zustande kommen müssen. Denn von der mehr oder weniger vollkommenen Expansion des Pigmentes hängt es ab, ob die Fortsätze für gewöhnlich sichtbar sind oder nicht, ob ihre Enden hervortreten, wodurch sie einmal verschieden lang und mehr oder weniger verzweigt erscheinen. Nur POUCHET (80) beschreibt außer den gewöhnlichen fortsatzreichen Formen bei *Trigla* Pigmentzellen, welche keine Fortsätze zeigen; sie liegen an der Grenze der blauen Flecke an den Flossen.

Im allgemeinen verästeln sich die Fortsätze dichotomisch und verjüngen sich bis zu unmeßbarer Feinheit (SOLGER, 104), sie sind von verschiedener Länge und Dicke. Besonders lange Fortsätze haben nach KÖLLIKER (55) die Chromatophoren von *Rhinocryptis*, welche 5—8 Fortsätze in die Epidermis entsenden, die sich dann weiter verästeln, meist kelchartig außen um einzelne Epidermisdrüsen herumziehen. Sie winden sich zwischen den einzelnen Epidermiszellen durch und reichen manchmal bis nahe an die oberflächlichen Schichten heran.

Auch die roten und braunen, außerordentlich stark verzweigten Chromatophoren von *Fierasfer acus* besitzen feinste lange Aeste (EMERY, 24). Die genauere Untersuchung dieser Zellen (ZIMMERMANN, 120) hat ergeben, daß die kurzen dicken Ausläufer sich gewöhnlich sogleich in mehrere schmälere Ausläufer teilen, die in radiärer Richtung weithin verlaufen und sich wieder spalten. Die Endzweige selbst zeigen an ihren Endabschnitten ganz kurze seitliche Fortsätze (Fig. 54). Ferner hat CAVALIÉ (16) an den Hautchromatophoren von *Torpedo Galvani* lange Fortsätze beobachtet, die gewöhnlich in der oberflächlichen Lage der Cutis parallel zur Oberfläche liegen und manchmal bis zwischen die Epidermiszellen reichen. Besonders lange und reichverzweigte Fortsätze zeigen die dunklen Chromatophoren der Schwimmblase, worauf schon POUCHET (80) hingewiesen hat; ferner sind die großen Chromatophoren des Dorsches (BALLOWITZ, 3) durch sehr zahlreiche relativ feine lange Fortsätze ausgezeichnet.

Verhältnismäßig kurze Fortsätze wurden beschrieben an den Chromatophoren von *Blennius*, die deshalb gezackt erscheinen (ZIMMERMANN, 120), desgleichen haben die ausgebreiteten Chromatophoren der Kopfgegend des Hechtes einen kreisrunden Körper mit kurzen lappigen Fortsätzen (BALLOWITZ, 3), ferner besitzen die langen Chromatophoren von *Blennius trigloides*-Larven kurze parallel verlaufende Fortsätze, die an den Enden fächerförmig ausgebreitet sind (ZIMMERMANN, 120).

Nicht nur bei den braunen bzw. schwarzen Chromatophoren variiert die Form und Zahl der Fortsätze in der angegebenen Weise, sondern auch die farbigen Chromatophoren scheinen sich in dieser Beziehung bis zu einem gewissen Grade charakteristisch zu verhalten. So hebt bereits v. SIEBOLD (101) als allgemeines Verhalten hervor, daß die roten Chromatophoren sich niemals mit solchen zierlichen Formen ausbreiten wie die schwarzen und immer viel kleiner sind und nur einzelne kürzere, kaum verästelte Fortsätze erkennen lassen, während KNAUTHE (52) bei *Leuciscus phoxinus* stark verästelte rote Pigmentzellen beschreibt, die ein Maschenwerk bilden sollen. Bei *Trigla lyra* finden sich nach CUNNINGHAM und MAC MUNN (20) über der Silberlage der Seiten glänzende rote Chromatophoren, die meist in Form von kleinen Flecken vorhanden sind und wenig Tendenz zur Verzweigung zeigen, ebenso ist bei *Cottus bubalis* das rote Pigment in sternförmigen Chromatophoren mit kurzen Fortsätzen vorhanden, oder es ist in einem feinen Netzwerk vorhanden, das keine einzelnen Chromatophoren erkennen läßt. Auch die gelben Chromatophoren haben verzweigte Fortsätze, wie CUNNINGHAM und MAC MUNN bei *Gadus merlangus*, sowie v. FRISCH (34) bei *Crenilabrus paro, Trigla corax* und *Phoxinus laevis* nachgewiesen haben. Bei *Cyclopterus lumpus* sind nach FRANZ (29) sowohl die Scheiben, als auch die ersten Verästelungen der schwarzen Chromatophoren gröber gebaut als jene der gelben.

Die Fortsätze der Chromatophoren scheinen bei vollständiger Expansion des Pigmentes sich zu berühren, so daß sie ein zusammenhängendes Netzwerk zu bilden scheinen, wie bereits von Pouchet (80) und Heincke (45) angegeben wurde; jedoch hat Schulze (95) mit aller Entschiedenheit betont, daß zwischen den Ausläufern verschiedener Pigmentzellen keine direkte Verbindung vorhanden ist. Doch hat v. Frisch (34) an den gelben Pigmentzellen der Pfrille beobachtet, daß die Fortsätze stellenweise miteinander zusammenzuhängen scheinen. Diese Frage könnte natürlich Bedeutung haben für die Fortleitung der Erregungsvorgänge von Zelle zu Zelle.

Wir wenden uns nun zu den Fragen über die feinere mikroskopische Struktur der Zelle. Die Chromatophoren werden von den meisten Autoren den Bindegewebszellen zugezählt, die in einer mehr oder weniger hyalinen Grundsubstanz Pigment eingelagert enthalten. Die Zellen werden allgemein seit den Untersuchungen Pouchets (80) als kernhaltige Zellen beschrieben, wenngleich der Kern an den stark pigmentierten Zellen oft nur schwer oder auch gar nicht zu sehen ist, und erst nach Bleichung des Pigmentes mit Sicherheit erkannt werden kann. Die erste Beobachtung eines Kernes hat wohl Schulze (95) gemacht, der ihn als „helles bläschenförmiges“ Gebilde beschreibt. Die genauere Untersuchung der Kerne hat aber Solger (102—104) vorgenommen und seine Beobachtungen wurden von Ballowitz (3) und Zimmermann (119, 120) in allen wesentlichen Punkten bestätigt. Die großen Chromatophoren am Schädel des Hechtes enthalten meist zwei scharf begrenzte ovale pigmentfreie Felder, welche die Kerne darstellen (Fig. 55). Die Kerne neigen sich gewöhnlich mit ihren Polen gegeneinander, so daß sie einen Winkel bilden, manchmal stehen sie auch parallel; obwohl gewöhnlich 2 Kerne vorhanden sind, so wurden doch Zellen mit einem oder bis zu 6 Kernen beobachtet. Die Kerne zerschnüren sich amitotisch. Zimmermann (119) hat die Kerne in den Chromatophoren von *Sargus annularis, Gobio fluviatilis, Alburnus lucidus, Chondrostoma nasus* beobachtet. In den Zellen mit ausgebreitetem Pigment haben die Kerne mehr rundliche Gestalt und berühren die Peripherie des Zellkörpers nur leicht. Bei mehrkernigen gebleichten Zellen hängen die Kerne entweder paarweise oder auch alle miteinander durch feine Fäden zusammen, was darauf hinweist, daß die Kernvermehrung durch „Zerreißen“ aus einem Kern hervorgegangen ist, wofür nach Zimmermann die Pigmentbewegung verantwortlich sein soll. Da aber der Autor über diesen Vorgang keine genaue Angabe zu machen in der Lage ist, so wird die Annahme von der mechanischen Zerreißung des Kernes durch die Pigmentbewegung wohl wenig Anhänger finden. Auch an *Torpedo Galvani* wurde ein zentral gelegener Kern beobachtet (Cavalié, 16). Außerordentlich interessant sind die Angaben, die v. Frisch (34) über die Kerne der gelben Pigmentzellen der Pfrille macht. Die Kerne sind nicht in allen Zellen zu finden, jedoch kann der Kern gelegentlich in einem Fortsatz stecken, wodurch die Vermutung nahegelegt wird, daß bei den kernlosen Zellen der Kern wahrscheinlich in einem abgerissenen Fortsatz gelegen ist. Die Kerne der braunen und gelben Pigmentzellen besitzen ein sehr fein verteiltes Chromatin, weshalb sie sich an gefärbten Präparaten sehr stark färben (Zimmermann, 120).



Fig. 55. *Esox lucius.* Chromatophoren vom Schädel mit 2 Kernen und Sphäre. (Nach Solger.)

Die sorgfältigen Untersuchungen SOLGERs (102, 104) brachten auch die Kenntnis von den feineren Plasmastrukturen der Pigmentzelle, welche an den großen Chromatophoren des Hechtschädels besonders deutlich hervortreten. Im Zentrum der Zelle liegt ein heller Fleck (Fig. 57), von dem aus die Pigmentkörner nach allen Seiten ausstrahlen, sie sind in der Nähe des hellen Fleckes dichter gelagert als in größerer Entfernung von ihm. Dieses helle Zentrum deutet SOLGER als Attraktionssphäre. Da trotz der Gegenwart von mehreren Kernen stets nur eine



Fig. 56. *Esox lucius.* Chromatophore vom Schädel. *a* Attraktionssphäre. (Nach SOLGER.)

Sphäre vorhanden ist, so spricht auch dieser Umstand entschieden dafür, daß die Kernvermehrung nicht durch Kernteilung sondern durch Kernzerstücklung stattgefunden hat. Genau die gleichen Struktureigentümlichkeiten zeigen auch die Chromatophoren vom Barsch. Die sorgfältig konservierten Zellen zeigen noch weitere Struktureigentümlichkeiten. Während an frischen Präparaten die Zellfortsätze vollkommen homogen erscheinen, zeigen die in MÜLLERscher Flüssigkeit konservierten feine haarförmige Fortsätze, die keine Bewegung erkennen ließen. Zu diesen Fortsätzen gehört ein nach innen spitzer Sektor des Zelleibes, in dem die Pigmentkristalle radiär angeordnet sind, außerdem schien noch eine tangentiale Anordnung vorhanden zu sein. Diese regelmäßige Anordnung spricht für eine bestimmte, wenn auch bis zu einem gewissen Grade verschiebbare Struktur des Zellkörpers. Auch BALLOWITZ (3) hat die Pigmentanordnung sowie die Sphäre beschrieben. Später wurde die Archiplasmastruktur auf das eingehendste von ZIMMERMANN (120) bei verschiedenen Arten untersucht. Dabei hat sich ergeben, daß nicht nur die äußere Form der Zellen bei den verschiedenen Arten verschieden ist, sondern daß auch ganz charakteristische Unterschiede in der Archiplasmaanordnung bestehen. Bei den Knochenfischen zeigen die Chromatophoren ein sehr stark entwickeltes Archiplasma, keine andere Zellart der Wirbeltiere zeigt diese Ausbildung des Archiplasmas, selbst nicht die Leukocyten des Salamanders, die ja sonst als Paradigma der Archiplasmaausbildung gewöhnlich angesehen werden. Je stärker und lebhafter eine Zelle sich zusammenzieht, um so stärker muß auch das kontraktile Archiplasma entwickelt sein. Meist tritt es in der gewöhnlichen Form der Attraktionssphäre auf, d. h. im Zentrum der Zelle findet sich eine kugelige dichte Archiplasmaanhäufung von wechselnder Größe, von welcher nach allen Seiten hin die Archiplasmafäden ziehen, längs deren die Pigmentkörnchen in Reihen angeordnet sind. An Stelle der gewöhnlichen Sphäre kann in den länglichen Zellen eine längliche Sphäre treten, wie z. B. bei *Sargus*, die ZIMMERMANN als „Zentralstab" bezeichnet. Dieser Zentralstab ist kein homogener Körper, sondern er hat eine feine Struktur. Die Archiplasmastrahlen stehen fast senkrecht auf der Längsachse des Stabes, an den beiden Enden des Stabes tritt eine deutlich sichtbare fächerförmige Anordnung der Strahlen auf. Einen dritten Typus zeigen die Chromatophoren von jungen *Blennius*-Larven, bei denen an Stelle der gewöhnlichen Sphäre ein „Zentralnetz" vorhanden ist, wie denn überhaupt bei diesen Chromatophoren die netzartige Anordnung des Archiplasmas besonders deutlich ausgeprägt ist (Fig. 57—60), während bei *Fierasfer acus* das Zentralnetz nicht scharf begrenzt ist, obwohl die Pigmentkörnchen wenigstens bei den großen Zellen in der Peripherie eine reihenförmige Anordnung zeigen. An gebleichten Zellen von *Blennius*-Larven zeigen auch die Fortsätze deutliche Archiplasmastrukturen, welche sich bis in die feinsten Enden der Fortsätze verfolgen lassen (ZIMMERMANN, 119). Bei *Crenilabrus griseus* hat die Sphäre hantelförmige Gestalt (PROWAZEK, 81).

Die Verschiedenheiten der Archiplasmastrukturen können meiner Meinung nach keine zufälligen morphologischen Befunde darstellen, sondern sie stehen sicherlich mit dem Mechanismus und dem Umfang der Pigmentverschiebung in innigem Zusammenhange. Dafür scheint mir auch der Befund ZIMMERMANNs (120) zu sprechen, daß die gelben Chromatophoren an *Blennius*-Larven nur ein minimales Zentralkörperchen und wenig deutliche, spärliche Archiplasmastrahlen besitzen. Gerade aber die gelben Zellen zeigen nur geringe Pigmentverschiebungen.

Wie bereits im Kapitel über die Crustaceen erwähnt wurde, hat FRANZ (29) auch die feinere Struktur der Fischchromatophoren untersucht, wobei er zu dem Resultat kommt, daß die in der Zelle vorhandene Strahlung durch die Anwesenheit starrer skelettartiger Stäbe hervorgerufen wird, neben denen manchmal Pigment liegt, wodurch die Stäbe deutlich sichtbar werden. Die Stäbe zeigen an

manchen Stellen Verzweigungen und finden sich nicht nur im Zellkörper, sondern auch in den Fortsätzen; sie zeigen überall eine typische Anordnung, nämlich möglichst senkrecht zur Zelloberfläche, woraus FRANZ den Schluß zieht, daß es sich um ein Stützgerüst der Zelle handelt, welches am besten die Verschiebung der verhältnismäßig großen Pigmentkörnchen sichert. Im Zentrum der Zelle hat das Stäbegerüst eine fachwerkartige Anordnung, auf dem dann die radiären Stäbe stehen. Das Zentrum des Stabgerüstes fällt mit dem dynamischen Zentrum der Pigmentbewegung zusammen.



Fig. 57. *Blennius trigloides* (Larve). Braune Pigmentzelle aus der Brustflosse. Zentralnetz und Archiplasmastrahlung. (Nach ZIMMERMANN.)



Fig. 58.

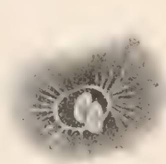


Fig. 59.

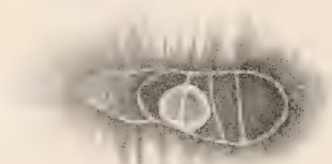


Fig. 60.

Fig. 58—60. *Blennius trigloides* (Larve). Braune Pigmentzellen aus der Brustflosse. Zentralnetz und Archiplasmastrahlung. (Nach ZIMMERMANN.)

Die Form des in den Chromatophoren eingelagerten Pigmentes wird von fast allen Autoren als körnig beschrieben, wobei z. B. LEYDIG (66) hervorhebt, daß die blauen Pigmentkörner von *Rhodeus amarus* eckig sind, was auf eine kristallinische Gestalt dieser Farbstoffkörnchen hinweist und eine Verwandtschaft mit den blauen Kristallen der Crustaceen nahelegt. Die einzelnen Körnchen haben verschiedene Größe und Form, so ist z. B. das dunkle Pigment in den Chromatophoren von *Torpedo Galvani* sehr grobkörnig (CAVALIÉ, 16), während bei der Forelle das schwarze Pigment sehr feinkörnig ist (VOGT, 111), dagegen ist das braune Pigment der Forelle sehr grobkörnig. Nach SCHÖNDORFF (94) bildet das schwarze Pigment der Forelle Stäbchen, während bei *Sargus annularis* die einzelnen Pigmentkörnchen linsenförmig sind und als flache Scheiben oder als kurze ge-

drungene Stäbchen erscheinen (Zimmermann, 120). Nicht nur das schwarze Pigment, sondern auch die farbigen Pigmente kommen in Körnchenform vor, andererseits kommen aber auch namentlich bei den farbigen Pigmenten tropfenförmige Ablagerungen in den Zellen vor (Pouchet, 80), z. B. das gelbe Pigment in den Flossen von *Callionyme lyre*, gelbrotes Pigment bei der Forelle (Lode, 68; Schöndorff, 94), oder ganz diffus gelöst, wie das blaue Pigment von *Crenilabrus pavo*, während das rote in ölartigen Tropfen erscheint (v. Zeynek, 118).

Die Anordnung der Pigmentkörnchen ist reihenförmig und entspricht im allgemeinen der Archiplasmaverteilung, aber es kommen auch innerhalb der Zellen pigmentfreie Stellen vor, so besonders in der Mitte der expandierten Zellen (Zimmermann, 120, u. a.). Während die meisten Autoren diese Anordnung des Pigmentes als die normale ansehen, hat Franz (29) sie als eine Absterbeerscheinung erklärt, denn von der Gruppierung zu Reihen ist um so weniger zu sehen, je lebensfrischer das untersuchte Material ist. Nach Franz werden die Bewegungen der Pigmentkörnchen durch das Stäbeskelett oft gehindert, sie bleiben dann um so leichter zwischen den Stäben liegen, je schwächer die Pigmentverschiebungen beim Absterben werden. Auch das Auftreten der von vielen Autoren beobachteten pigmentfreien Fortsätze hält Franz für einen moribunden Zustand, weil er ihn häufig an geschädigten Larven von *Gadus* beobachten konnte. Daß beim Absterben der Chromatophoren eine Bewegung des Pigmentes gegen die Centrosphäre hin stattfindet, hatte bereits früher Prowazek (81) angegeben.

Ebenso wie Solger (104) hat auch Franz (29) eine zirkuläre Anordnung der Pigmentkörnchen gesehen, die besonders bei den Larven von *Gadus morrhua* sehr deutlich ist (Fig. 61, 62); sie soll von einer Pigmentstauung in der Peripherie herrühren.



Fig. 61.



Fig. 62.

Fig. 61 und 62. *Gadus morrhua*, Larve. Zirkuläre Anordnung des Pigmentes in der Peripherie der Chromatophore sowie um die Zellkerne infolge Pigmentstauung. (Nach Franz.)

D. Chemie des Pigmentes.

Genauere chemische Untersuchungen über die verschiedenen Farbstoffe der Fische liegen nur ganz wenige vor. Das dunkle schwarze oder braune Pigment wird von allen Autoren, die sich mit seiner Untersuchung befaßt haben, als Melanin angesprochen (Pouchet, 80; Schöndorff, 94; Cunningham und Mac

Munn, 20). Uebereinstimmend betonen alle Autoren die große Resistenz und Schwerlöslichkeit dieses Farbstoffes. Es ist in konzentrierter Schwefelsäure unlöslich (Pouchet, 80); es wird weder von Alkohol noch Aether zerstört, während es durch 4—5-tägige Einwirkung einer 25-proz. Kalilauge in einer nicht näher beschriebenen Weise zerstört wird (Schöndorff, 94), ebenso soll nach Schöndorff durch 25-proz. Salzsäure oder Schwefelsäure bei 3-tägiger Einwirkung ein vollständiger Zerfall des Melanins herbeigeführt werden, konzentrierte Salpetersäure wirkt binnen 24 Stunden zersetzend. 5—6-wöchiges Auswässern von in Formalin fixierten Hautstücken verändert das Melanin nicht. Cunningham und Mac Munn (20) hatten versucht, das Melanin der Fischchromatophoren rein darzustellen, aber es gelang ihnen nicht, jedoch nehmen sie eine gewisse Verwandtschaft der Melanine mit den Lipochromen an. An den Lösungen von Melaninen in ätzenden Alkalien konnten keine charakteristischen Absorptionsbänder festgestellt werden. Endlich hebt Cavalié (16) noch hervor, daß auf das braune Pigment von *Torpedo Galvani* Färbungsmittel nicht einwirken.

Obwohl das Melanin zweifellos in den Chromatophoren der Fische das häufigste Pigment ist, so gibt es doch lebhaft gefärbte Fische, welche kein Melanin enthalten, wie z. B. *Carassius auratus* (Cunningham und Mac Munn (20).

Etwas eingehender sind die gelben und roten Pigmente der Fischchromatophoren untersucht worden, die nach Cunningham und Mac Munn (20) zu den Lipochromen gehören, obgleich auch die Reindarstellung dieser Pigmente ihnen nicht gelungen ist. Die Lipochrome der verwandten Arten zeigen in ihren Lösungen eine ziemliche Uebereinstimmung ihres optischen Verhaltens, indem z. B. bei allen untersuchten Pleuronectiden, mit Ausnahme von *Arnoglossus megastoma*, die Absorptionsbänder der Farbstofflösungen bei Wellenlängen zwischen 400—500 $\mu\mu$ gelegen sind; aber auch bei im System weit voneinander entfernten Fischarten ist die Uebereinstimmung des spektroskopischen Verhaltens der Farbstofflösungen eine sehr gute. Für die Beurteilung der Pigmente halten Cunningham und Mac Munn die Lage der Absorptionsbänder für viel wichtiger als die makroskopisch oder mikroskopisch zu beobachtende Farbe des Pigmentes. So scheint es oft mit freiem Auge, als ob zwei Pigmente, ein rotes und ein gelbes, vorhanden wären, aber die spektroskopische Untersuchung zeigt, daß das Rot nur durch eine starke Konzentration des gelben Pigmentes hervorgebracht wird, das in dünner Schicht gelb, in dicker rot erscheint. Aber nicht immer ist bloß ein farbiges Pigment vorhanden, sondern Cunningham und Mac Munn erwähnen selbst, daß bei manchen Arten zwei getrennte rote und gelbe Pigmente vorhanden sind, wie bei *Nerophis aequoreus, Cottus bubalis, Pleuronectes flesus*, wo die beiden Pigmente getrennt durch Extraktion der Haut mit Alkohol und Aether nacheinander erhalten werden, indem der Alkohol das gelbe und der Aether das rote Pigment löst.

Die roten Farbstoffe der Fischchromatophoren sind nach Cunningham und Mac Munn (20) verschieden. Das rote Pigment von *Carassius auratus* ist, wie bereits Krukenberg angegeben hat, Tetronerythrin, ebenso das gleiche Pigment in der Flosse von *Trigla cuculus,* während in der Haut ein anderes rotes Lipochrom

vorhanden ist, dessen Rückstand nach Verdampfen der Lipochromlösung durch Salpetersäure oder Schwefelsäure blau oder grün gefärbt wird, aber mit Jodkali keine Reaktion gibt. Die Aetherlösung des Tetronerythrins ist rot und absorbiert sehr stark das violette Ende des Spektrums; auf Zusatz von Schultzeschem Reagens wird es dunkelgrün, mit Salpetersäure wird es dunkelblau, mit Schwefelsäure blaugrün. Das Tetronerythrin ist in bestimmten Chromatophoren, deren Granula deutlich sind, enthalten. Ein anderes rotes Pigment von *Cerassius auratus,* das zuweilen in Chromatophoren, aber meist diffus vorhanden ist, zeigt folgendes Verhalten. Es absorbiert gleichfalls das violette Ende des Spektrums und hat in der ätherischen Lösung zwei schlecht begrenzte Absorptionsbänder bei 506—473 $\mu\mu$. Beim Verdampfen aus seiner Lösung ist es orangerot, mit Salpetersäure nimmt es eine vergängliche blaue Färbung an, durch Schwefelsäure wird es dunkelgrün und blau und endlich braun, bleibt jedoch unverändert bei Einwirkung von Schultzeschem Reagens. Offenbar ist das von Pouchet (80) beschriebene rote Pigment ein ganz ähnlicher Körper, soweit man das nach der Schwefelsäurereaktion allein beurteilen darf. Ein noch anderer roter Farbstoff ist offenbar der von Schöndorff (94) in den roten Punkten der Forelle beobachtete. Die roten Flecken blassen bei Behandlung mit 70-proz. Alkohol am 2. Tage ab und sind am 3. Tage weiß. Der Farbstoff wird zerstört von Chloroform und Xylol, wird aber durch Säuren selbst nach Monaten nicht angegriffen; 25-proz. Kalilauge verändert nach 5—6-tägiger Einwirkung das rote Pigment nicht, nach 6 Wochen tritt Abblassen zu Gelb ein; konzentrierte Salpetersäure „zersetzt" ihn binnen 24 Stunden; 5—6-wöchiges Auswässern der in Formalin fixierten Hautstücke führt seine vollständige Bleichung herbei. Diese Angaben Schöndorffs können nur mit großem Vorbehalt verzeichnet werden, da sie einen großen Widerspruch enthalten: einmal wird die große Säurefestigkeit hervorgehoben, dann aber eine verhältnismäßig intensive Reaktion der Salpetersäure beschrieben, außerdem sind die Beschreibungen der Farbreaktionen sehr unklar, denn es würde doch einer näheren Erklärung bedürfen, was man unter „Zersetzung" des Farbstoffes zu verstehen hat; ich nehme an, es soll damit nichts weiter gesagt sein, als daß die rote Farbe verschwunden war. Endlich hat Prowazek (81) einen roten Farbstoff von *Trigla* beschrieben, dessen Identifizierung nach den wenigen angegebenen Reaktionen unmöglich ist.

Auch die gelben Pigmente der Chromatophoren scheinen nicht immer die gleichen zu sein, obwohl sie mehr Uebereinstimmung zeigen als die roten. Aus der Haut von *Pleuronectes flesus* konnte mit Alkohol eine gelbliche Lösung erhalten werden, welche ein schwaches Absorptionsband bei 496 $\mu\mu$ und 475 $\mu\mu$ gab. Der nach der Verdampfung des Alkohols zurückbleibende gelbe Rückstand ist in Chloroform löslich und zeigt einen Absorptionsstreifen von 504 bis 477 $\mu\mu$, in Schwefelkohlenstoff gelöst ein Band von 526—499 $\mu\mu$. Das Aetherextrakt der Haut ist tief gelb gefärbt und hinterläßt bei seiner Verdampfung ein orange Lipochrom, das in den gewöhnlichen Lösungsmitteln der Lipochrome löslich ist. Etwas abweichend verhalten sich die gelben Lipochrome von *Trigla hirudo* und *gurnardus,* die mit Schultzeschem Reagens keine Reaktion geben (Cunningham und Mac Munn, 20). Zu dieser Gruppe von Lipochromen dürfte

auch das von POUCHET (80) beschriebene gelbe Pigment der *Callionyme lyre* gehören, das in Alkohol wenig löslich und in dieser Lösung nicht beständig ist. Ebenso unbeständig ist die rötlichgelbe Lösung in Kreosot. Schwefelsäure verwandelt es in gelbgrüne Tröpfchen, die später grün und blau werden.

Auf Grund von vollkommen unzulänglichen Versuchen hat ŠEĆEROV (96) angenommen, daß sich das gelbe Pigment aus dem schwarzen durch Lichteinwirkung bilde, indem isolierte Hautstücke von *Nemachilus,* welche vorher durch Alkohol von ihrem gelben Pigment befreit waren, nach 6—7-tägiger Belichtung Gelbfärbung zeigten, wenn sie in einer Schale mit gelbem Grund und Seitenwänden lagen. Das gelbe körnige Pigment soll von sternförmigen Zellen abstammen; an dem dunklen Pigment selbst konnte eine Gelbfärbung nicht beobachtet werden. Auf schwarzem Grund trat keine Farbenveränderung ein. Die Haut zerfällt schon nach 2—3 Tagen. Eine solche Bildung des farbigen Pigmentes aus schwarzem Pigment infolge von Lichteinwirkung wird sogar beim lebenden Tier für möglich gehalten. Es bedarf wohl keiner besonderen Versuche, um die Unrichtigkeit der ŠEĆEROVschen Schlüsse darzutun, denn das überaus resistente Melanin, das säurebeständig, unveränderlich im Wasser ist, hat mit dem Auftreten der gelben Farbstoffkörnchen sicher nichts zu tun. Wie ja ŠEĆEROV auch selbst angibt, war an den schwarzen Pigmentkörnchen eine Gelbfärbung nicht zu konstatieren. Die Gelbfärbung ist durch postmortale Zersetzung, Fäulnis der Gewebe entstanden. Darauf weist auch der rasche Zerfall der Hautstückchen auf schwarzem Untergrund hin, indem auf dem dunklen Grunde offenbar eine stärkere Absorption der Wärmestrahlen stattfand, wodurch ein rascher Zerfall der Gewebe auftrat, wobei gelbe Zersetzungsprodukte vielleicht zufällig nicht beobachtet wurden, weil sie rasch weiter verändert wurden, oder gelbe Zerfallsprodukte der Zellen überhaupt nicht gebildet wurden. Aber mit der Bildung der normalen gelben Lipochrome, wie sie intravital stattfindet, haben diese Dinge absolut nichts zu tun.

Den blauen Farbstoff von *Crenilabrus pavo* hat v. ZEYNEK (117, 118) sehr eingehend untersucht. In seiner ersten Mitteilung beschreibt er das Verhalten eines Glyzerinextraktes aus den Flossen des Fisches, das den blauen Farbstoff enthielt. Wie aber aus der zweiten Mitteilung hervorgeht, war der Farbstoff in diesem Glyzerinextrakt entweder verändert oder verunreinigt gewesen. Es wurde deshalb versucht, den diffusen blauen Farbstoff möglichst rein darzustellen. Der rote und gelbgrüne gleichfalls vorhandene Farbstoff wird durch Aceton und Aether extrahiert, während der blaue Farbstoff in den beiden Extraktionsmitteln unlöslich ist. Der blaue Farbstoff ist löslich in Wasser und zeigt einen breiten Absorptionsstreifen im roten Teil des Spektrums. Die wässerige Lösung ist tiefblau, aus ihr wird der Farbstoff durch eine 10-proz. Ammoniumsulfatlösung gefällt; nach dem Dialysieren des Niederschlages und Trocknen über Schwefelsäure im Vakuum bleiben tiefblaue, spröde, amorphe, durchsichtige Lamellen zurück, welche das oben erwähnte charakteristische Spektrum zeigen. Die Analyse der Substanz ergab 50,09 Proz. Kohlenstoff, 6,82 Proz. Wasserstoff, 14,85 Proz. Stickstoff, 0,62 Proz. Schwefel und 27,62 Proz. Sauerstoff. In der 0,88 Proz. betragenden Achse konnte Calcium, Magnesium und Schwefelsäure nachgewiesen werden; die Substanz ist

frei von Eisen und Kupfer. Schon auf Grund der Elementaranalyse hält sich v. Zeynek für berechtigt, den blauen Farbstoff als einen Eiweißkörper anzusehen, wofür auch eine Reihe anderer Reaktionen sprechen, über die die Originalmitteilung eingesehen werden muß.

Endlich möchte ich hier noch hervorheben, daß auch wiederholt gelbe und rote Fetttropfen als Pigmente erwähnt werden (v. Siebold, 101; Lode, 68).

E. Pigmentbildung.

Die Frage der Pigmentbildung ist bei Fischen öfter untersucht worden, ohne daß wir bis jetzt zu einer einigermaßen befriedigenden Klarheit über diese Vorgänge gekommen wären. Zunächst sind die beiden Untersuchungen von Schöndorff (94) und Lehmann (56) zu erwähnen, welche sich mit dem Ort der Pigmentbildung in der Haut befassen. Auf Grund von höchst mangelhaften Präparaten (falls die gegebenen Abbildungen nicht wesentlich schlechter als die Präparate sind) vertritt Schöndorff die an und für sich nicht unwahrscheinliche Meinung, daß alles Pigment in der Cutis entstanden ist. Aber über die Pigmentwanderung von der Cutis nach der Epidermis hat Schöndorff ganz unklare und unzulängliche Vorstellungen. Aus den Pigmentstrahlen, welche von der Cutis nach der Epidermis ziehen, soll die letztere ihr Pigment erhalten. „Diese Strahlen dürften wohl als genügender Beweis dafür gelten, daß von einer Pigmentbildung in der Epidermis nicht die Rede sein kann.“ Leider ist sich Schöndorff nicht im entferntesten darüber klar geworden, welchen histologischen Elementen die Pigmentstrahlen zuzurechnen sind, ja man gewinnt beim Lesen der Schöndorffschen Arbeit den Eindruck, als wären die Präparate der Forellenhaut niemals mit einer genügend starken Vergrößerung untersucht worden. Die beschriebenen Pigmentstrahlen dürften wohl nur die mit Pigment gefüllten Fortsätze der in der Cutis gelegenen expandierten Chromatophoren sein, die ja weit in die Epidermis reichen. Doch scheint diese nächstliegende Möglichkeit der Deutung dieser Pigmentstreifen Schöndorff ganz unbekannt zu sein. Lehmann (56) glaubt aber auf Grund seiner Präparate angeben zu können, daß bei der Forelle und beim Barsch das Pigment in der Epidermis entstehe, denn Pigmentzellen hat er in der Haut (gemeint ist wohl die Cutis) der Fische nicht gesehen; „denn die stark verästelten Gebilde, die sonst als Pigmentzellen beschrieben werden, sind nichts als Konglomerate von Pigment“. Ich glaube, daß diese Erklärungen Lehmanns jede weitere Kritik seiner histologischen Beobachtungen überflüssig machen, zumal im Jahre 1906 ein Zweifel an der Existenz der Chromatophoren bei Fischen sehr archaistisch anmutet.

Mayerhofer (70) hat an geblendeten Hechten, die im Licht gehalten wurden, Neubildung von Pigment an der beim normalen Tier pigmentfreien Bauchseite beobachtet. Dabei handelt es sich nicht um Bildung von Pigment in vorher von Pigment freien Chromatophoren, da diese sonst bei Fischen vielfach beschriebenen Chromatophoren an der Bauchseite des Hechtes vollkommen fehlen. Mayerhofer hält eine Einwanderung von Chromatophoren aus den pigmentierten seitlichen Hautgebieten in die Bauchhaut für nicht wahrscheinlich; es handelt sich vielmehr um eine Neubildung von

Chromatophoren an Ort und Stelle, wofür die Langsamkeit des Prozesses, sowie die Abhängigkeit von der Temperatur sprechen soll. Zwingend können aber auch MAYERHOFERS Beweise nicht erscheinen, denn die Wanderung der Chromatophoren würde, falls eine solche vorhanden wäre, auch nur langsam vonstatten gehen und auch von der Temperatur beeinflußt werden. Ferner muß es auffallend erscheinen, daß die Anordnung der Chromatophoren genau entsprechend den Seitenstreifen ist, so daß die Zeichnung der Bauchseite als eine Fortsetzung der Seitenzeichnung erscheint.

Von äußeren Einflüssen, welche die Pigmentbildung beeinflussen, erwähnt MAYERHOFER die Temperatur und Jahreszeit. Bei geblendeten Hechten beginnt die Pigmentierung an der Bauchseite in der warmen Jahreszeit bereits nach 3 Wochen und ist nach 6 Wochen vollkommen ausgebildet. Im Winter beginnt sie erst nach 5—6 Wochen. Im fließenden Wasser von 5—6° bleibt sie ganz aus und tritt erst mit Beginn der wärmeren Jahreszeit ein. Allerdings hat MAYERHOFER dem Umstande nicht Rechnung getragen, daß mit dem Beginn der wärmeren Jahreszeit auch die Sexualperiode des Hechtes zusammenfällt, denn die Hechte laichen von März bis Mai, und gerade zu dieser Zeit ist bei allen Tieren die Pigmentproduktion eine besonders lebhafte.

Viel umfangreichere Beobachtungen sind über den Einfluß des Lichtes auf die Pigmentbildung angestellt worden. Die ersten diesbezüglichen genaueren Untersuchungen stammen von CUNNINGHAM (19), der später seine Untersuchungen gemeinsam mit MAC MUNN (20) fortsetzte und erweiterte. Auch HAACKE (44) hat an jungen Flundern übereinstimmende Resultate erhalten. Zum Versuche wurden von den englischen Forschern zunächst Flundern mit noch nicht vollendeter Metamorphose verwendet, die in einem Glasgefäß gehalten wurden, das nur von der Unterseite durch einen Spiegel beleuchtet wurde. Die Tiere beendeten ganz normal ihre Metamorphose, die Augen erhalten die Lage wie beim erwachsenen Tier, und ebenso verschwindet auch das Pigment an der Unterseite. Die Tiere wurden von Mai bis Ende August unter diesen Versuchsbedingungen gehalten,



Fig. 63. *Esox lucius.* Pigmentbildung an der Bauchseite eines geblendeten im Lichte gehaltenen Tieres. (Nach MAYERHOFER.)

dann starben die Tiere. Bei dreien der Versuchstiere zeigte sich ein breites Pigmentband an den Rändern der Unterseite, das gelbe und schwarze Chromatophoren wie die Oberseite enthielt, bei 8 Tieren waren vereinzelte Chromatophoren oder kleine Pigmentflecken an der Unterseite zu konstatieren. Nur zwei Versuchstiere zeigten kein Pigment. Auch an Flundern, die bereits ihre Metamorphose beendet hatten, wurden die Versuche ausgeführt, die in einzelnen Reihen über 1 Jahr dauerten. Diese Versuche boten die größten Schwierigkeiten, weil die bereits metamorphosierten Tiere nur schwer oder gar nicht dazu zu bewegen waren, ihre normal pigmentlose Unterseite dauernd dem Lichte zuzukehren. Aber trotz aller Schwierigkeiten konnte auch bei diesen Tieren an der Unterseite Pigmentation erzielt werden. Alle Versuche haben ergeben, daß die Menge des gebildeten Pigmentes mit der Länge der Belichtungsdauer zunimmt, aber selbst nach sehr lange dauernden Versuchen sind die Pigmentmengen nicht so groß, wie man eigentlich erwarten sollte. Die Entwicklung des Pigmentes an der Unterseite ist nach Cunningham und Mac Munn unabhängig vom Alter, denn sie tritt bei Tieren von 5 Monaten oder 12 Monaten gleich früh ein, dagegen bestehen unbekannte individuelle Ursachen, warum einzelne Tiere frühere und stärkere Pigmentation zeigen als andere. Die an der Unterseite auftretenden Chromatophoren sind dieselben, wie die der normalen Oberseite, sie liegen nicht nur in der Nähe der Epidermis, sondern auch an der Innenseite der Cutis. An den Stellen, wo die Pigmentation stark entwickelt war, war die Guaninablagerung, das Argenteum weniger entwickelt. Endlich zeigen auch die Chromatophoren der Unterseite unter den verschiedenen Versuchsbedingungen Wechsel von Expansion und Retraktion.

Auf Grund der geschilderten Versuche kann man wohl annehmen, daß es sich bei diesen Pigmentierungen der Unterseite von Pleuronectiden um eine tatsächliche Neubildung von Pigment an umschriebenen Stellen handelt, denn eine Einwanderung von der normal pigmentierten Oberseite scheint durchaus unwahrscheinlich zu sein, wofür auch eine Beobachtung der beiden genannten Autoren spricht. Zum Versuche wurde auch eine Flunder verwendet, die bereits einen Pigmentfleck auf der Unterseite hatte. Nach 4 Monate langer Belichtung von der Unterseite her hatte das Tier reichlich Pigment auf der Unterseite, aber die Pigmentbildung ging nicht von dem früher bereits vorhanden gewesenen Fleck aus, denn dieser war in seiner Größe unverändert geblieben. Ob es sich in all diesen Versuchen um Bildung neuer Chromatophoren oder um Pigmentation bereits vorhandener pigmentfreier Chromatophoren handelt, läßt sich leider aus diesen sonst so wertvollen Versuchen nicht entscheiden.

Die Versuche von Cunningham und Mac Munn hat neuerdings Franz (30) wieder aufgegriffen, indem er die Ausbildung des Pigmentes der freilebenden Arten mit der Helligkeit der Umgebung in Beziehung brachte, wie es bereits Schneider (92) früher getan hat. Schneider hatte beobachtet, daß die Barsche des Obersees bei Reval in zwei Farbenvarietäten vorkommen, eine dunkle Varietät, die sich dem Torfgrunde des Sees angepaßt hat und die normal gefärbte, welche dem hellen Kiesgrunde angepaßt ist. Die Vermehrung des Pigmentes der dunklen Tiere soll bereits im Stadium der Brut erworben sein. Nun hat aber Schneider eine Vermehrung des

Pigmentes gar nicht nachgewiesen, denn die dunkle Färbung konnte ebensogut durch eine Expansion der Chromatophoren wie durch eine tatsächliche Vermehrung ihrer Zahl oder der Pigmentmenge bedingt sein.

Franz (30) hat Ostseeschollen (*Pleuronectes platessa*), welche sehr dunkel gefärbt sind, auf den hellen Sandgrund der Nordsee gebracht und keine Aenderung ihrer Farbe wahrgenommen. Daraus schließt Franz, daß die dunkle Färbung der Ostseeschollen durch einen größeren Pigmentreichtum bedingt ist, welcher als Anpassung an den dunklen braunalgenreichen Grund der Ostsee zustande gekommen ist. Franz hat aber keinen Beweis dafür erbracht, daß die Pigmentmenge der Ostseeschollen tatsächlich größer ist als die der Nordseeschollen und zweitens, daß, wenn die Ostseeschollen tatsächlich mehr Pigment besitzen sollten, diese Pigmentvermehrung nur durch den dunklen Braunalgengrund der Ostsee hervorgebracht würde, denn Ost- und Nordsee unterscheiden sich nicht nur durch den Braunalgengrund, sondern es werden der Salzgehalt und die Temperaturen sowie die Wasserbewegung der beiden Meere auch von Bedeutung sein; z. B. das Ostseewasser des Kieler Hafens hat etwa 16,5 Prom. Salzgehalt, in der Danziger Bucht nur noch 6,4 Prom., während das Nordseewasser bei Helgoland etwa 33 Prom. enthält. Es ist wohl nicht ausgeschlossen, daß das Nordseewasser unter diesen Verhältnissen einen starken osmotischen Reiz auf die Gewebe und somit auch auf die Chromatophoren der Ostseeschollen ausübt, so daß ihre Chromatophoren dauernd expandiert bleiben, gleichgültig, ob der Untergrund hell oder dunkel ist, so daß das Dunkelbleiben der Ostseeschollen gar nicht auf eine größere Pigmentmenge bezogen werden kann. Franz führt als weiteren Beweis für seine Anschauung an, daß „Glasschollen", d. h. durchsichtige Exemplare, welche bereits fertig asymmetrisch sind und eben im Begriffe sind, benthonisch zu werden, in der Flächeneinheit weniger Pigment enthalten als „Pigmentschollen", die bereits zur benthonischen Lebensweise übergegangen sind. Dabei soll nicht das Alter die Menge des Pigmentes bestimmen, sondern der Untergrund. Zur Stütze dieser Auffassung führt er folgendes Experiment an. Eine Glasscholle wird binnen wenigen Tagen in einem Glasgefäß mit Sandboden von einer Pigmentscholle ununterscheidbar durch Zunahme des Pigmentes, während beim Fehlen des Sandgrundes binnen einer Woche keine wesentliche Zunahme des Pigmentes zu konstatieren war. Dieser Versuch ist aber absolut nicht beweisend, denn erstens haben Glasschollen bereits Pigment, wie Franz selbst beschrieben hat, zweitens ist nicht angegeben, ob die beiden Versuchstiere nicht von vornherein verschieden stark pigmentiert waren; drittens hat Franz nicht angegeben, ob die dunkle Färbung auf dem Sandgrund tatsächlich einer Pigmentvermehrung entspricht und nicht durch Expansion der vorhandenen Chromatophoren bedingt ist. Hätte Franz wirklich einen nur einigermaßen beweisenden Versuch anstellen wollen, dann hätte dasselbe Tier zuerst ohne Sandboden keine Pigmentvermehrung, nachher aber auf Sandboden eine solche zeigen müssen. Aber selbst dann wäre es noch keineswegs erwiesen, daß der dunkle Untergrund, also die Verminderung der Lichtintensität, wie Franz annimmt, es ist, die die Pigmentvermehrung herbeiführt. Die Versuche werden ja an Tieren angestellt, die eben zur benthonischen Lebensweise übergehen; sobald die Schollen sich

auf dem Boden festgesetzt haben, wühlen sie sich in den Sand ein, sie bedecken ihren Körper mit Sand, damit kommen einerseits mechanische Reize auf die Chromatophoren in Frage, die zur Expansion Veranlassung geben können, dann wird aber auch die Temperatur des Grundes und des umgebenden Mediums eine andere sein als in dem Gefäß ohne Sandgrund. Da alle diese Möglichkeiten nicht ausgeschlossen sind, so sind natürlich die tatsächlichen Grundlagen für alle Argumentationen von Franz hinfällig geworden.

Auch Mayerhofer (70) hat, wie bereits erwähnt, den Einfluß des Lichtes auf die Pigmentbildung untersucht, indem er geblendete Hechte mehrere Monate im Licht und im Dunkeln hielt. Im Licht trat bei diesen Tieren eine Pigmentation der Bauchseite auf, die normale Tiere unter den gleichen Versuchsbedingungen nicht zeigen. In der Dunkelheit gehaltene geblendete Hechte zeigen selbst nach mehreren Monaten keine Pigmentbildung an der Bauchseite, es trat vielmehr ein Abblassen der Färbung ein, ferner verloren die Chromatophoren ihre Fähigkeit auf Licht zu reagieren. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß es sich um Rückbildung des Pigmentes in diesen Fällen handelte. Bei sehenden Hechten trat nach dreimonatigem Aufenthalte in der Dunkelheit keine Rückbildung des Pigmentes ein. Mayerhofers Befunde wurden von Šećerov (99) an *Nemachilus barbatula* bestätigt, jedoch konnte auch bei geblendeten Tieren, die im Dunkeln gehalten werden, eine Pigmentbildung an der Bauchseite, sowie an der Bauch- und Afterflosse konstatiert werden. Diese Pigmentbildung am Bauche der geblendeten Tiere wird als Folge des Alters und Wachstums bezeichnet. Was diese Erklärung besagen soll, ist mir nicht klar geworden; jedenfalls sollte damit der Widerspruch beseitigt werden, der sich notwendig zu den Mayerhoferschen Versuchen ergeben hat, nach denen geblendete Tiere im Dunkeln keine Pigmentvermehrung zeigten, und gerade dieses Verhalten den Angelpunkt der ganzen Erklärungshypothese Mayerhofers bildet. Danach soll die Pigmentation an der Bauchseite der Tiere, die im Licht gehalten werden, eine Fortsetzung jener embryonalen Entwicklungsprozesse sein, nämlich der Pigmentausbreitung von der Chorda aus, wo das Pigment beim Embryo entsteht. Normalerweise wird die Pigmentausbreitung durch die Augen gehemmt; wenn aber die Augen wegfallen, dann tritt die Pigmentausbreitung wieder ein als Fortsetzung des embryonalen Geschehens. Ferner soll die Rückbildung des Pigmentes an in der Dunkelheit gehaltenen geblendeten Fischen darauf hinweisen, daß bei den Höhlenbewohnern die Pigmentlosigkeit erst dadurch auftritt, daß die Tiere blind werden, denn bei sehenden Tieren wird in der Dunkelheit kein Pigment zurückgebildet. Diese kühne Hypothese über den hemmenden Einfluß der Augen mußte natürlich ins Wanken kommen, wenn Šećerov nicht für die Pigmentation der Bauchseite geblendeter im Dunkeln gehaltener Tiere eine andere Erklärung anzugeben vermochte. Aber der Leser der Šećerovschen Arbeit wird keinen zwingenden Grund dafür auffinden können, warum diese Pigmentierungen durch Alter und Wachstum erklärt werden sollen, sie sind und bleiben ein vollkommen unerklärter Widerspruch gegen Mayerhofers Befunde und seine Hypothese.

Daß das Licht auf die Bildung des Pigmentes einen Einfluß hat, ist auf Grund der Versuche von Cunningham und Mac Munn wohl

sicher, aber es scheint sich um sehr komplizierte Vorgänge zu handeln, wie die sich teilweise widersprechenden Versuche MAYERHOFERS und SEĆEROVS zeigen. Auf welche Weise das Licht zur Pigmentvermehrung Anlaß bietet, darüber hat FRANZ (30) eine Hypothese ausgesprochen, die darin gipfelt, daß durch die Augen den Chromatophoren ständige Reize zugehen, welche trophische Einflüsse zur Pigmentbildung darstellen. Aber weder die aktive Phase der Chromatophorentätigkeit, nämlich die Retraktion des Pigmentes, noch die Expansion sollen die Pigmentvermehrung bedingen. Leider bleibt uns FRANZ jeden näheren Aufschluß und Beweis über die trophische Wirkung schuldig.

Um den trophischen Einfluß der Augen auf die Pigmentbildung zu untersuchen, hat v. FRISCH (31) die Chromatophorenzahl bei einseitig geblendeten Forellen auf den beiden Seiten des Tieres bestimmt. Die mikroskopische Zählung der Chromatophoren ergab meiner Meinung nach keine wesentlichen Unterschiede auf beiden Seiten. Dennoch glaubt v. FRISCH den nicht immer vorhandenen, um weniges größeren Chromatophorenzahlen auf der expandierten Seite eine Bedeutung beimessen zu könnnen, da er sich davon überzeugt hat, daß bei der Zählung der expandierten Chromatophoren kleinere Zahlen erhalten werden, als bei Zählung retrahierter. Deshalb kommt v. FRISCH zu dem Schluß, „daß die Pigmentbildung in den dilatierten Zellen reichlicher ist als in den kontrahierten“. Ich kann mich diesen Schlußfolgerungen nicht anschließen, denn es könnte höchstens gefolgert werden, daß auf der expandierten Seite mehr Chromatophoren vorhanden waren, aber nicht, daß die Pigmentbildung in den dilatierten Zellen reichlicher ist. Denn würde man die Anschauung von v. FRISCH annehmen, dann wäre es ja eine notwendige Voraussetzung, daß das reichlich gebildete Pigment aus der dilatierten Chromatophore auswandere und in eine bisher nicht pigmentierte einwandere. Aber ganz abgesehen von dieser Schwierigkeit, scheint mir der Schluß, daß überhaupt mehr Chromatophoren auf der expandierten Seite vorhanden seien als auf der retrahierten, nicht zutreffend. Denn einmal sind die Unterschiede nicht konstant, zweitens sind sie sehr klein, und drittens zeigt sich bei den Kontrollbestimmungen, daß, je kleiner die absolute Chromatophorenzahl ist, um so besser ist die Uebereinstimmung zwischen beiden Seiten, während bei größeren absoluten Zahlen infolge der Zählungsschwierigkeiten die Differenzen der beiden Seiten deutlich hervortreten. Endlich ist prinzipiell dagegen einzuwenden, daß doch nicht zu erwarten ist, daß selbst bei einem normalen Tier die Zahl der Chromatophoren auf beiden Seiten genau gleich sein soll, so daß nicht in einem Gesichtsfeld auf der einen Seite z. B. 101, auf der anderen 93 gezählt werden dürften. In einer späteren Arbeit hat dann v. FRISCH (34) auch besonders betont, daß er weder bei sehenden noch bei blinden Pfrillen nach 22-wöchigem Aufenthalt in monochromatischem Licht eine Vermehrung des Pigmentes beobachten konnte. Nur bei *Crenilabrus Roissala* scheint in grünem Licht der diffuse blaue Farbstoff vermehrt zu werden, während die anderen Farbstoffe in den verschiedenen Lichtern keine nachweisbare Zunahme zeigen.

Ueber den Ort, wo in der Zelle das Pigment sich bildet, liegt nur die Angabe PROWAZEKS (81) vor, der es als ein metabolisches Umwandlungsprodukt im Paraplasma

gefunden hat. Bei *Pleuronectes* (nicht näher bestimmte Form) findet sich im Paraplasma eine gelblich rigide Substanz angesammelt, in der sich gegen den Zellkern zu dunkle, lichtbrechende Körnchen ausbilden. In den Flossenstrahlen der jungen Fische finden sich gleichgebaute pigmentlose Zellen, in deren Paraplasma mit Neutralrot sich gelblichrot färbende Konkretionen finden, in denen später dunkelrote Körnchen auftauchen. Daraus schließt Prowazek, daß bei der Pigmentbildung es ganz allgemein Zwischenstufen zu geben scheint, in denen das schon nachdunkelnde Pigment noch den vitalen Farbstoff speichert. Gerade hier wären neue Untersuchungen dringend nötig, damit man über die Vorstufen des Pigmentes genauere Beobachtungen besäße.

F. Formveränderungen der Chromatophoren.

Wir wenden uns jetzt zur Analyse jener scheinbaren Formveränderungen, welche die Chromatophoren als Ausdruck ihrer Tätigkeit darbieten. Es sind zwei Grundformen zu unterscheiden, die Expansionsphase, bei der der Zelleib und die Fortsätze mehr oder weniger gleichmäßig mit Pigment erfüllt sind, so daß die Zelle ein reich verzweigtes Geäste darbietet, und die Retraktionsphase, bei der sich das Pigment im Zelleib vorfindet, während die Fortsätze frei von Pigment sind und deshalb schwer oder meist gar nicht zu sehen sind, so daß die Zelle fast nur einen rundlichen Kontur aufweist. Je nach dem Grade der Expansion können alle verschiedenen Zwischenstufen zwischen den beiden Extremen auftreten. Die Pigmentverteilung ist aber keine ganz gleichmäßige. So hat Schulze (95) Zellen beschrieben, bei denen die Hauptmasse des Pigmentes in den Fortsätzen enthalten ist, und ein Teil des Zellkörpers vollkommen pigmentfrei ist. Selbst bei der retrahierten Zelle hat Solger (102) in dem intensiv schwarzen Pigmentklumpen einige pigmentfreie Lücken beschrieben, während viele Autoren kleine zurückgebliebene Pigmentreste in den sonst pigmentfreien Fortsätzen der expandierten Zellen beobachtet haben. Uebrigens ist die Pigmentverteilung bei den verschieden gefärbten Chromatophoren verschieden, denn nach den Beobachtungen von v. Frisch (34) breitet sich das gelbe Pigment der Pfrille bei der Expansion ganz flach aus, ohne dabei in den Zellfortsätzen zu erscheinen, während bei der Retraktion das ganze Pigment im Zentrum der Zelle angehäuft ist. Bei den roten Chromatophoren breitet sich bei der Expansion das Pigment bis an die feinsten Enden der Fortsätze aus, so daß ein feines Netzwerk entsteht, in dem die einzelnen Zellen gar nicht mehr zu erkennen sind.

Daß die stattfindenden großen Pigmentverschiebungen auch auf die Lagerung des Zellkernes Einfluß haben müssen, kann nicht überraschen, trotzdem hat sie nur Zimmermann (119) genauer beschrieben. In den retrahierten Pigmentzellen von *Sargus annularis, Gobius fluviatilis*, *Alburnus lucidus*, *Chondrostoma nasus* ragt der Kern aus der Pigmentmasse hervor oder liegt ganz außer ihr. An den retrahierten Zellen sind die Kerne stark gegen die Peripherie gedrängt, teils in einen oder sogar in mehrere Ausläufer „gequetscht“. Vielleicht sind die Befunde v. Frischs (34), daß bei gelben Chromatophoren der Pfrille der Zellkern manchmal in einem Fortsatz steckt, ähnlich zu erklären. Zimmermann erwähnt weiter, daß die dem

Pigmentklumpen zugekehrte Seite des Kernes meist „eingedrückt“ ist, ja es können so starke Zerrungen und Streckungen eintreten, daß zwei nur durch eine dünne Brücke verbundene Kernteile auf verschiedenen Seiten des Pigmentklumpens liegen; manchmal kann sogar der Kern zerrissen werden. Nach dem Aufhören der Pigmentballung nimmt der Kern wieder seine normale Form an, wenn die Deformation nicht allzu groß war. Auch die Fortsätze zeigen Veränderungen, indem die pigmentfreien Ausläufer schmäler sind als die mit Pigment erfüllten, so daß ZIMMERMANN eine aktive Kontraktion der Ausläufer für möglich hält, was meiner Meinung nach aber nicht erwiesen ist, da bei der Pigmenteinwanderung die Ausläufer infolge der Volumzunahme passiv gedehnt werden und nach Wegfall der dehnenden Kräfte in ihre elastische Gleichgewichtslage zurückkehren. Außerdem könnte es sich, wie ZIMMERMANN selbst erwähnt, um Schrumpfungserscheinungen an den zarten Ausläufern infolge der Konservierung handeln.

Außer den Zellen, welche die geschilderten Pigmentverschiebungen zeigen, gibt es aber auch solche, die keine derartigen Phänomene erkennen lassen, wie z. B. die grünen Chromatophoren der Syngnathiden (HEINCKE, 45).

Die Geschwindigkeit, mit der die Fischchromatophoren aus dem expandierten Zustand in den retrahierten übergehen, ist bei den verschiedenen Fischen und den verschieden gefärbten Chromatophoren sehr verschieden. Schon v. SIEBOLD (101) hebt hervor, daß die Formveränderungen ziemlich rasch von statten gehen, wobei die Expansion eine längere Zeit erfordert als die Retraktion. Bei *Blennius, Gobius* und *Rhombus* sollen die Farbenveränderungen so rasch wie beim Chamäleon erfolgen (POUCHET, 78). LODE (68) hat elektrische Hautreizungen an der Forelle angestellt, wobei er beobachtete, daß die schwarzen Chromatophoren schon nach $^1/_2$ Minute ihr Pigment aus den Fortsätzen zu retrahieren beginnen, während die gelben und roten Chromatophoren erst bei stärkeren Strömen und längerer Reizdauer zu reagieren beginnen. Bei *Crenilabrus pavo* und *Trigla corax* trat nach elektrischer Reizung des verlängerten Markes die Retraktion der verschieden gefärbten Chromatophoren binnen 5—10 Sekunden ein. Die Expansion, welche nach Aufhören der Reizung erfolgte, geschieht mit der gleichen Schnelligkeit (v. FRISCH, 34). Aber auch v. FRISCH hat mehrfach verschieden rasche Reaktionen der verschiedenfarbigen Chromatophoren beschrieben. Während bei *Trigla* die farbigen Chromatophoren infolge elektrischer Hautreizung schon nach 5—10 Sekunden reagieren, tritt bei *Crenilabrus* ein viel langsamerer Reizerfolg ein, z. B. waren die schwarzen Chromatophoren schon nach 5 Sekunden deutlich kontrahiert, die roten erst nach 15—30 Sekunden und die gelben erst nach 1—2 Minuten. Andererseits zeigt aber *Trigla lineata* momentanes Erbleichen auf psychische Reize, wobei nur die roten Chromatophoren ausgesprochen reagieren. Ein noch anderes Verhalten zeigen geblendete Pfrillen, wenn sie beunruhigt werden. Zuerst tritt eine Erregung der schwarzen Chromatophoren ein und erst $^1/_4$ Stunde nach der Reizung eine intensivere Expansion der roten. HEINCKE (45) nimmt an, daß die vorher erwähnte Reaktionslosigkeit der grünen Chromatophoren bei Syngnathiden nur eine schein-

bare ist, indem die Reaktion so langsam erfolgt, daß während der Beobachtungsdauer keine Formveränderungen wahrgenommen werden.

Bisher wurden die Kräfte, welche die Expansion und Retraktion des Pigmentes bewirken, noch nicht erörtert. Die darüber ausgesprochenen Hypothesen sind sehr verschiedenartig. Kölliker (55) hielt die Fischchromatophoren für außerordentlich kontraktile Gebilde, die aktiv von einem Ort zum anderen wandern können; diese Ortsveränderung wird dadurch unterstützt, daß die in der Cutis gelegenen Zellen ihre Fortsätze in die Epidermis hineinwachsen lassen, so daß dann die Zellkörper in die Epidermis nachgezogen werden. Der Anschauung Köllikers von der aktiven Beweglichkeit der Chromatophoren haben sich v. Siebold (101), Schulze (95) und Heincke (45) sowie Pouchet (80) angeschlossen. In neuerer Zeit wird mehrfach bei Embryonen eine aktive Wanderung der Chromatophoren beschrieben, so von Wenkebach (114) bei *Belone*, wo die Chromatophoren über den Dotter wandern. Bolk (11) beschreibt bei *Lophius*-Embryonen eine allmähliche Gruppenbildung von Chromatophoren durch aktive Wanderung, und endlich faßt Eycleshymer (26) das Aussenden der Fortsätze bei *Necturus*-Larven als amöboide Bewegung auf. Keine dieser Angaben ist wirklich bewiesen. Denn wenn auch an Embryonen Lageveränderungen beobachtet werden, so ist das noch kein Beweis dafür, daß es sich um aktive Bewegungen handelt, da ja Wachstumsverschiebungen der Gewebe nicht ausgeschlossen sind. Aber selbst wenn embryonale Pigmentzellen wandern könnten, so kann man nicht ohne weiteres daraus folgern, daß die Chromatophoren des erwachsenen Tieres ein gleiches tun. Golovine (43) wollte auch an Chromatophoren vom Barsch, Hecht, Rotauge und der Forelle beweisen, daß das Aussenden der Fortsätze ein aktiver Prozeß sei, wie bei den Amöben, weil es ihm nicht gelang, an Hautstücken dieser Tiere pigmentfreie Fortsätze bei retrahierten Chromatophoren zu sehen. Er beschreibt dann, daß das Aussenden und Einziehen aller Fortsätze gleichzeitig erfolge und damit auch die Ausbreitung des Pigmentes. Es gibt aber auch Fälle, wo die Kontraktion der Fortsätze an der Spitze oder in der Mitte der Fortsätze vor sich geht; manchmal kontrahiert sich der Zellkörper allein. Offenbar sind in den Präparaten Golovines die bekannten Bilder der unvollkommenen Pigmentretraktion vorhanden gewesen, wo Pigment an verschiedenen Stellen zurückblieb und Golovine die pigmentfreien Fortsätze nicht gesehen hat.

Lode (63) diskutiert bereits im Anschluß an seine Versuche die Befunde, wo Pigment in den Fortsätzen der retrahierten Chromatophoren zurückgeblieben ist. Da er auf Grund der elektrischen Reizversuche die Expansionsphase als den Ruhezustand und die Retraktion als aktive Phase der Chromatophore ansieht, so wäre das Zurückbleiben des Pigmentes an einzelnen Stellen entweder durch eine unvollkommene Zusammenziehung der Fortsätze bedingt, oder die Pigmentkörnchen sind in dem Raume liegen geblieben, wo früher die Fortsätze waren; oder endlich das Pigment wird durch Reize von der Peripherie gegen das Zentrum gedrängt. Es ist Solgers (104) Verdienst, zuerst ganz klar ausgesprochen zu haben, daß sich entgegen den Angaben Heinckes Bewegungen der Fortsätzte weder an den Chromatophoren des Hechtes noch des Herings nachweisen lassen. Ballowitz (3) hat dann mit Hilfe der Golgi-Methode an Zellen

die pigmentfreien Fortsätze dargestellt (Fig. 64) und daraufhin die Expansions- und Retraktionsphase als Verschiebungen des Pigmentes innerhalb der unveränderten Zelle aufgefaßt. Bei *Chondrostoma nasus* hat ZIMMERMANN (119) die pigmentfreien Fortsätze der retrahierten Zelle genau so weit verfolgen können, wie die pigmenthaltigen bei der expandierten Zelle, so daß auch er die Pigmentbewegung als eine vom Archiplasma beherrschte ansieht. Allerdings könnte man auch hier annehmen, daß die pigmentfreien Fortsätze vorhanden sein können, wenn die Retraktion der Protoplasmafortsätze langsamer erfolgen würde als die Bewegung der Pigmentkörnchen, wie



Fig. 64. *Esox lucius.* Chromatophore von der Kopfhaut, Pigment retrahiert, links unvollkommene Nervenfärbung, rechts pigmentfreie Fortsätze dunkel gefärbt. (Nach BALLOWITZ.)

es im Kapitel über Crustaceen näher ausgeführt wurde. Jedoch sprechen die Angaben von FRANZ (29) über das Stäbeskelett der Chromatophoren gegen eine amöboide Bewegung, obgleich FRANZ selbst annimmt, daß trotz des Stäbeskelettes Formveränderungen der ganzen Zelle vorkommen; die beschriebene Annäherung zweier Kerne aneinander ist aber noch kein Beweis für eine Formveränderung der Zelle, denn wenn auch der Zellinhalt durch die Pigmentbewegung, welche durch Plasmaströmungen hervorgebracht wird, verlagert wird, so kann doch daraus noch keineswegs auf eine Formveränderung der ganzen Zelle geschlossen werden. Es scheint, daß die Mehrzahl der neueren Forscher die Pigmentverschiebungen als Strömungen innerhalb der unveränderlichen mit Fortsätzen versehenen Zelle auffassen.

Außer den Chromatophoren, welche Pigmentverschiebungen erkennen lassen, sind auch solche beschrieben worden, wo dies nicht

der Fall ist, so von Lode (68) rote Chromatophoren bei der Forelle, welche bei Einwirkung starker elektrischer Ströme in unregelmäßig geformte Körper zerfallen sollen, ferner von Pouchet (80) blau gegefärbte Chromatophoren bei *Trigla* und gelbe in der Hornhaut des gleichen Tieres, die der Autor als wahrscheinlich regressiv veränderte einstmals bewegliche Zellen ansieht; auch im Bindegewebe des Schwanzes von *Gasterosteus* sollen solche Chromatophoren vorkommen.

An dieser Stelle soll auch kurz auf eine Reihe von Arbeiten verwiesen werden, die sich mit den namentlich bei Flachfischen verhältnismäßig häufigen Pigmentanomalien, insbesondere Färbungen der Unterseite, befassen. Es kann aber hier auf diese Arbeiten, welche ein biologisch sehr interessantes Tatsachenmaterial behandeln, nicht im einzelnen eingegangen werden, es mag der Hinweis genügen, daß solche Pigmentanomalien der Flachfische meist, aber nicht immer, mit abnormer Entwicklung der Augen und der Asymmetrie verknüpft sind (Cunningham, 19; Cunningham und Mac Munn, 20; Bateson, 5; Holt, 47; Franz, 30). Aber auch bei anderen Fischen wurden zahlreiche Pigmentanomalien beschrieben (v. Siebold, 101; Semper, 99; Knauthe, 52).

G. Die Nervenendigungen der Chromatophoren.

Wenn auch die physiologischen Versuche schon längst darauf hinwiesen, daß auch bei den Fischen ein direkter Zusammenhang des Nervensystems mit den Chromatophoren besteht, so war es trotzdem notwendig, die anatomischen Verbindungen des Nervensystems mit den Pigmentzellen einwandfrei darzustellen, was zuerst Eberth und Ballowitz unabhängig voneinander gelungen ist. Zwar hat Pouchet (78—79) wiederholt Nervenverbindungen der Chromatophoren beschrieben; auch Lode (68) beschreibt an Goldchloridpräparaten einen allmählichen Uebergang vom Nerven zur Chromatophore, wobei der an die Zelle herantretende Nerventeil pigmentiert sein soll. Zweifellos hat Lode ebensowenig wie Pouchet die Nervenendigungen an den Chromatophoren gesehen, sondern es handelt sich um pigmentfreie Zellfortsätze, die als Nervenendigungen beschrieben wurden. Das Gleiche gilt auch von Knauthe, der an den roten Chromatophoren von *Phoxinus* teilweise pigmentierte Fortsätze für Nervenendigungen hielt. Auch Solger (104) konnte keinen direkten Zusammenhang der Nervenfasern mit den Chromatophoren erkennen, obwohl sehr nahe topographische Beziehungen zwischen beiden bestehen, da manchmal die Nerven auf den Pigmentzellen direkt aufzuliegen scheinen. Neuerdings haben Schöndorff (94) an der Forelle und Golovine (43) am Flußbarsch mit der Methylenblaumethode keinen Zusammenhang zwischen Nerven und Chromatophoren finden können. Zweifellos handelt es sich bei beiden Autoren um mangelhaft gefärbte Präparate, was bei der Schwierigkeit und Unsicherheit der Methylenblaumethode nicht zu verwundern ist. Golovine kommt denn auch zu dem kühnen Schluß, daß alle beobachteten Formveränderungen der Chromatophoren vollkommen unabhängig vom Nervensystem sind.

Gegenüber all diesen negativen Angaben sind die positiven Beobachtungen von Ballowitz (1, 3) sowie Eberth (21, 22) von ausschlaggebender Bedeutung, zumal beide Autoren in allen wesentlichen Punkten übereinstimmende Bilder beschrieben haben. Ballo-

WITZ untersuchte gebleichte Chromatophoren nach der Methode von RAMÓN Y CAJAL, während EBERTH und BUNGE (22) in den mit Chlorwasser gebleichten Chromatophoren einen Chlorsilberniederschlag erzeugten, den sie am Lichte schwärzten. Als Untersuchungsobjekte wurden verwendet *Anguilla vulgaris*, *Clupea harengus*, *Esox lucius*, *Tinca vulgaris*, *Gobio fluviatilis*, *Alburnus lucidus*, *Leuciscus rutilus*, *Gadus morrhua*, *Lota vulgaris*, *Pleuronectes platessa*, *Perca fluviatilis*, *Cottus scorpius*, *Zoarces viviparus*. Von feineren Nervennetzen oder auch direkt von Nervenbündeln der Cutis gehen die motorischen Nerven zu den Pigmentzellen, manchmal versorgt nur ein Nervenfaden, manchmal aber mehrere eine Chromatophore. Zwischen den Pigmentzellen bestehen noch feine variköse Verbindungsfäden. Eine Nervenfaser kann mehrere Chromatophoren hintereinander versorgen. Die an die Chromatophore herantretende Nervenfaser teilt sich gewöhnlich in 2 Aeste, die sich auf den beiden Seiten der Chromatophore zu einem mit Tröpfchen besetzten Fibrillennetz auflösen. Die beiden Netze stehen nach BALLOWITZ durch Nervenfäserchen in Verbindung, welche den Zellkörper durchsetzen und eventuell auch wieder zur Ausgangsseite zurückkehren können. Aus den Netzen entspringen feinste Tröpfchenfibrillen, welche mit einem bisweilen großen Endtröpfchen frei endigen. Die Tröpfchenfibrillen versorgen nicht nur den Körper, sondern auch die Fortsätze und springen von einem Fortsatz auf den anderen über; solche Fortsatzfibrillen können 30—50 vorhanden sein. Einige davon gehen zu den Nervennetzen und Nachbarzellen, die meisten aber sind Endfibrillen der Fortsätze. An den Chromatophoren selbst sind eigentliche echte netzförmige Verbindungen selten, es handelt sich vielmehr um baumförmige sehr reiche Verästelungen, deren Endzweige die frei endigenden Tröpfchenfibrillen sind. Die Nervenendigungen haben keine direkte Beziehung zur Attraktionssphäre und zum Kern, dagegen ist das Zellplasma an allen Stellen sehr reichlich mit Nervensubstanz versehen. Die Figuren 65—69 zeigen das typische Verhalten der Chromatophorennerven. Bei den verschiedenen Knochenfischen sind die Innervationsverhältnisse nur insofern etwas verschieden, als die Verästelungen bald zahlreicher oder weniger zahlreich sind, so sind z. B. bei den kleinen Chromatophoren von *Pleuronectes platessa* die Verhältnisse etwas einfacher, indem die Endverzweigungen nicht so zahlreich sind.

H. Entwicklungsgeschichte der Chromatophoren.

Alle Autoren, welche die Entwicklung der Chromatophoren verfolgt haben, erwähnen ihr außerordentlich frühzeitiges Auftreten (JOLY, 48; POUCHET, 80; WENCKEBACH, 114; CUNNINGHAM und MAC MUNN, 20; BOLK, 11). Genauere Zeitangaben hat zuerst EMERY (24) gemacht, der bei *Fierasfer acus* bereits am zweiten Tage nach der Ablage der befruchteten Eier pigmentierte Embryonen fand. In den pelagischen Eiern mit kurzer Embryonalzeit (z. B. bei *Uranoscopus scaber*, *Fierasfer acus*, *Labrax lupus*) erscheinen die ersten Chromatophoren sogar schon am Ende des ersten Tages der Entwicklung (BORCEA, 12). Bei den von LIST (67) untersuchten Labriden treten verhältnismäßig spät die ersten Pigmentzellen auf, erst zur Zeit der ersten Herzpulsationen. Das erste Pigment findet sich bei *Crenilabrus pavo* 48 Stunden nach der Befruchtung, bei *Crenilabrus tinca* nach 130 Stunden. Bei *Pleuronectes flesus* wurden Chromatophoren an 10 mm langen Embryonen von



Fig. 65.



Fig. 66.



Fig. 67.



Fig. 68.

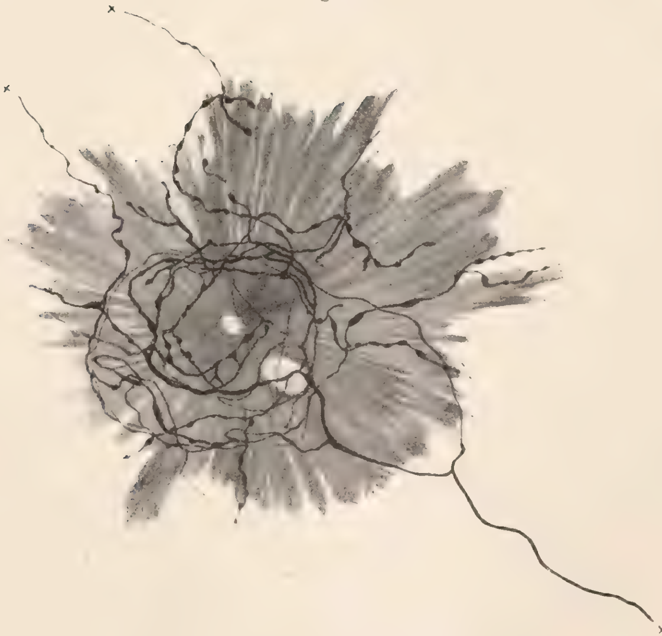


Fig. 69.

Fig. 65—69. *Esox lucius.* Chromatophoren von der Kopfhaut mit Nervenendigungen, *d, d' d''* Stellen, wo die Nerven durch die Chromatophore hindurchtreten. Sphäre mit Pigmentstrahlung. (Nach BALLOWITZ.)

Cunningham und Mac Munn (20) beobachtet, bei *Necturus*-Larven trat das erste Pigment bei Tieren von 11—12 mm Länge auf (Eycleshymer, 26). Verhältnismäßig spät hat Vogt (111) das Auftreten der Chromatophoren bei Salmoniden gesehen. Zuerst erscheinen braune, dann schwarze Pigmentzellen, die letzteren erst in der Mitte des embryonalen Lebens. Die ersten Chromatophoren werden meistens am Dottersackrande beschrieben; z. B. von List (67) bei *Crenilabrus paro* welcher Autor überhaupt den Embryonalsaum als den Entstehungsort der Chromatophoren ansieht, von wo aus sie sich auf die Dottersackhaut und den Embryo verbreiten. Die Mehrzahl der Autoren erwähnt ferner, daß am Kopfe bzw. in der Augengegend und Schwanzgegend frühzeitig Chromatophoren auftreten (Bolk, 11; List, 67; Wenckebach, 114). Bei *Fierasfer acus* laufen die Fortsätze der Pigmentzellen bereits um die Cornea, während das Retinalepithel noch kein Pigment hat (Emery, 24). Auch im Peritoneum erscheinen frühzeitig Chromatophoren, so treten bei *Atherina* die allerersten Chromatophoren im dorsalen Teil des Peritoneums auf (Bolk, 11); bei *Fierasfer* nimmt die Pigmentation des Körpers in späteren Entwicklungsstadien ab, während sich das Pigment hauptsächlich im Peritoneum anhäuft (Emery, 24).

Die Beziehungen der Chromatophoren zum Nervensystem sind selbst in sehr frühen Embryonalstadien bereits angedeutet, so hat Borcea (12) bei verschiedenen *Teleostier*-Embryonen bereits am dritten Tage zu beiden Seiten des Nervenstranges Pigmentzellen beobachtet, welche später längs des Nervenstranges an die Oberfläche des Darmes wandern sollen. Auch Bolk (11) beschreibt eine besondere Anordnung als die „neurale Chromatophorenlinie“, deren reihenförmige Zellen ganz regelmäßig angeordnet sind, indem sich zwischen je zwei Wirbelbogen eine Zelle befindet. Die Pigmentzellen differenzieren sich im Mesenchym des Neuralkanals, aus dem sich später die Rückenmarkshüllen entwickeln. Endlich werden von Borcea (12) sowie von Wenckebach (114) und Eycleshymer (26) bemerkenswerte Beziehungen der embryonalen Chromatophoren zum Gefäßsystem hervorgehoben. Wenckebach (114) erwähnt, daß bei Embryonen von *Belone* die Pigmentzellen des Dotters nach einer Stelle hinwandern, „wo alsbald der Sinus venosus des Herzens zur Entwicklung kommen wird“; Borcea (12) beschreibt neben den Zellen, welche das Blutgefäßnetz bilden, eine zweite Art von pigmentierten Zellen, aus denen die Chromatophoren hervorgehen. Bei 17—18 mm langen *Necturus*-Embryonen hat Eycleshymer eine dichtere Anordnung längs der Venen gesehen.

Schon sehr frühzeitig sind die Chromatophoren der Fischembryonen in regelmäßigen Systemen angeordnet, welche vielfach deutlich ausgeprägte segmentale Anordnung aufweisen. Schon Vogt (111) erwähnt, daß bei Forellenembryonen die Chromatophoren in Reihen längs des Rückens und Darmes angeordnet sind. Am genauesten sind die Chromatophorenanordnungen beim Embryo von Bolk (11) untersucht worden, auf dessen interessante Ausführungen ich hier nur verweisen kann. Mehrfach wurde die Anschauung vertreten, daß die Chromatophoren von einem gemeinsamen Entstehungsorte aus nach verschiedenen Teilen des Körpers wandern und dadurch bestimmte Anordnungen sekundär zustande kommen (Wenckebach, 114; List, 67; Borcea, 12; Golovine, 43; Eycleshymer, 26), wobei die Autoren mit mehr oder weniger Begründung annehmen, daß es sich hierbei um aktive Ortsveränderungen der Zellen handelt, indem sie amöboide Bewegungen ausführen. So spricht Wenckebach (114) direkt davon, daß bei Embryonen von *Belone* die Chromatophoren aus einer Mesoblastschicht des Kopfes auswandern und mit amöboiden Bewegungen auf dem Dotter umherkriechen. Auch bei *Blennius*, *Gobius* und *Syngnathus* wurden solche Wanderzellen von Wenckebach beobachtet. Ich konnte aber aus den Beschreibungen der genannten Autoren keineswegs die Ueberzeugung gewinnen, daß es sich um wirkliche amöboide Ortsbewegungen handelt. Zweifellos muß zugegeben werden, daß die embryonalen Fischchromatophoren

bereits frühzeitig Expansion und Retraktion des Pigmentes zeigen (BUCHHOLZ, 14), wie schon aus den Beschreibungen hervorgeht, indem bald Fortsätze, bald keine solchen beobachtet wurden; aber auch experimentell wurde das Auftreten von langen Fortsätzen an embryonalen Chromatophoren infolge Belichtung von WENCKEBACH (114) beobachtet; im Dunkeln verschwinden die Fortsätze wieder. Ferner erwähnt EYCLESHYMER (26), daß die Chromatophoren von *Necturus*-Embryonen „überraschende Formveränderungen" nach der Dekapitation des Tieres zeigen. Alle diese Beobachtungen zusammen haben wohl die Autoren dazu verleitet, ein aktives Wandern der embryonalen Chromatophoren als erwiesen anzusehen. Demgegenüber steht aber BOLK (11) auf dem Standpunkt, daß die Chromatophoren des Peritoneums, Hämal- und Neuralkanals nicht von anderen Orten aus eingewandert sind, sondern an Ort und Stelle entstanden sein müssen. Bei *Atherina* sind die Pigmentzellen aller verschiedenen Gruppen an Ort und Stelle entstanden. Aber auch BOLK macht insofern eine Einschränkung, indem er für Fischembryonen, z. B. *Lophius*, eine Wanderung und Anhäufung von Pigmentzellen anerkennt. Gegen das Wandern spricht, daß bei *Atherina* längs der Laterallinie des ganzen Körpers die Pigmentzellen fast gleichzeitig erscheinen, etwa zur selben Zeit wie die ersten Pigmentzellen des Kopfes; ferner spricht gegen das Wandern die meist streng segmentale Anordnung der meisten embryonalen Chromatophorensysteme. Daß später die segmentale Anordnung durch sekundäre Wachstumvorgänge vielfach verschleiert wird, kann als kein Gegengrund angesehen werden. Immerhin wären neue Beobachtungen in dieser Frage sehr erwünscht, da das gegenwärtig vorliegende Material wenigstens nicht dazu ausreicht, um zu entscheiden, ob die embryonale Chromatophore wirklich amöboide Bewegungen ausführt oder nicht, was wohl an den Chromatophoren der Dottersackhaut zu entscheiden möglich sein dürfte.

Die Pigmentzellen sollen nach BORCEA (12) ektodermaler Abstammung sein, aber die Beschreibung, die der Autor selbst gibt, beweist das keineswegs, sie läßt eher eine mesodermale Abstammung wahrscheinlich erscheinen; denn nach BORCEA findet sich neben den Zellen, welche das Blutgefäßnetz bilden, eine zweite Art von Zellen, welche sich mit Pigment beladen, aus denen der Autor die späteren Chromatophoren entstehen läßt. Diese Zellen sollen nun merkwürdigerweise ektodermalen Ursprunges sein. Die übrigen Forscher, welche sich mit dieser Frage beschäftigt haben (WENCKEBACH, 114; BOLK, 11; EYCLESHYMER, 26), sind übereinstimmend zu dem Ergebnis gekommen, daß die Chromatophoren mesodermalen Ursprunges sind. Nach BOLK finden sich bei *Atherina* im subserösen Mesenchym bereits Pigmentzellen zu einer Zeit, wo solche in der Subcutis noch vollständig fehlen. Ferner hat EYCLESHYMER bei *Necturus*-Larven von 11—12 mm Länge Chromatophoren in der Nachbarschaft der Myotome, meist im intramuskulären Mesenchym beobachtet. Obgleich eine geringe Anzahl von Chromatophoren in verschiedenen Teilen der Cutis vorkommen, so liegen doch die meisten in der tieferen Mesenchymlage. Allerdings scheint eine Gruppe von Epidermischromatophoren aus Zellen zu entstehen, die infolge ihres körnigen Inhaltes und ihres färberischen Verhaltens an Mesenchymzellen erinnern, ob aber diese Zellen modifizierte Mesenchymzellen oder Epidermiszellen sind, wagt EYCLESHYMER nicht zu entscheiden. Zweifellos entstammen die ersten Chromatophoren dem Mesenchym; selbst wenn später auch in der Epidermis Chromatophoren gefunden werden, so ist damit noch nicht bewiesen, daß diese Zellen ektodermalen Ursprunges sind.

Schon beim ersten Auftreten der Chromatophoren bei *Atherina* unterscheidet BOLK (11) zwei Gruppen derselben. Die zahlreicheren sind kleine Zellen, während die zweite Gruppe große moosblattartig verzweigte Zellen sind; die letzteren treten zuerst auf. Ob die beiden Zellarten verschiedene Pigmente enthalten, hat BOLK nicht untersucht. Es scheint eine solche Möglichkeit wohl denkbar, wenn man die schon lange vorher von VOGT (111) gemachten Beobachtungen an Forellenembryonen

mit den Angaben Bolks vergleicht. Nach Vogt (111) finden sich in der Epithelschicht junger Salmonidenembryonen verzweigte Zellen mit schwarzem Pigment, welche sich auch in fast allen Regionen des Körpers vorfinden. Außerdem kann man aber unverzweigte braune Pigmentzellen in der Kopf- und Halsregion finden; die braunen Zellen werden nie so groß wie die schwarzen, sie erscheinen früher als diese und enthalten ein gröber granuliertes Pigment als die schwarzen Chromatophoren; endlich verschwinden die braunen Zellen wieder zur Zeit des Ausschlüpfens. Die braunen Zellen zeigen keinen Kern, während die schwarzen deutliche Kerne und an der ausgewachsenen Zelle deutliche Kernkörperchen zeigen. Aber Vogts Beschreibungen lassen doch wohl die Vermutung aufkommen, daß die braunen Chromatophoren jüngere Stadien der späteren schwarzen Chromatophoren darstellen. Auch Eycleshymer (26) hat an 17—18 mm langen *Necturus*-Larven zwei Formen von Pigmentzellen in der Epidermis beobachtet. Die eine Art ist wenig verzweigt und hat gewöhnlich prismatische Form, die andere weitverzweigte hat ein moosförmiges Aussehen. Die erste Art wird erst in situ in der Epidermis pigmentiert; es können nach Eycleshymer Mesenchymzellen sein, welche in die Epidermis eingewandert sind, bevor sie pigmentiert wurden, oder aber, es handelt sich um modifizierte Epithelzellen. Der zweite Typus stammt von Mesenchymzellen ab, die erst dann in die Epidermis eingewandert sind, nachdem sie zuvor pigmentiert worden sind.

Daß übrigens schon sehr frühzeitig verschiedenfarbige Pigmente in den embryonalen Chromatophoren auftreten, geht zweifellos aus den Untersuchungen von List (67) hervor. Bei Embryonen von *Crenilabrus pavo* wurden bereits 152 Stunden nach der Befruchtung sowohl in der Dottersackhaut als auch auf dem Körper des Embryos eine große Anzahl gelber und blauer Pigmentzellen vorgefunden. An Embryonen von *Crenilabrus tinca* wurde beobachtet, daß das blaue Pigment in jüngeren Stadien schwarz erscheint. Die farbigen Pigmente haben auch beim Embryo bereits die Form von Granulis. Nach den Untersuchungen von List (67) scheint bei *Crenilabrus tinca* das Pigment in annähernd gleich großen, stark lichtbrechenden Körperchen sich abzulagern, von denen manche schwarze Pigmentkörnchen enthielten. Bei 202 Stunden alten Embryonen hat das Pigment bedeutend zugenommen und manche von den ursprünglichen Körperchen zeigen bereits ästige Fortsätze sowie einen Kern. Die ursprünglich lichtbrechenden Gebilde haben sich in eine Pigmentzelle umgewandelt. Zur gleichen Zeit tritt, wie bereits erwähnt, auch das gelbe Pigment in einzelnen Zellen auf. Wie Eycleshymer (26) an 11—12 mm langen *Necturus*-Larven beobachtet hat, erscheint das Pigment zuerst im Zellkörper, und zwar in der Nähe des Kernes, dehnt sich aber verhältnismäßig rasch auf die Fortsätze aus. Anfangs sind noch die einzelnen Pigmentkörner deutlich zu unterscheiden, aber je mehr Pigment sich entwickelt, um so undeutlicher werden die einzelnen Körner.

I. Iridocyten und Argenteum.

Wir wollen uns nach dieser kurzen Uebersicht über die Entwicklung der Chromatophoren der Anatomie des zweiten wichtigen Elementes der Fischfärbung zuwenden, nämlich der Organe des Silberglanzes und des Irisierens.

Die Elemente des Silberglanzes der Fische wurden von Reaumur [1]) entdeckt, dann von Ehrenberg (23) näher beschrieben als Kristalle, deren chemische Eigenschaften durch Heinrich Rose untersucht wurden. Obwohl die nun folgende Arbeit Brückes (13) sich

1) Die Originalarbeit war nicht auffindbar, da in den späteren Zitaten dieser Arbeit alle Literaturangaben fehlen.

mit den Elementen des Silberglanzes im Tapetum der Fischaugen beschäftigt, so muß sie doch auch hier erwähnt werden, denn Brücke erwähnt ausdrücklich, daß das Tapetum aus Zellen besteht, welche die den Silberglanz verursachenden Kristalle enthalten. Wir haben es hier offenbar mit der ersten Beschreibung von Iridocyten zu tun, obwohl Brücke diesen Namen noch nicht gebraucht. Die Form der Zellen ist „höchst unregelmäßig", meist sind sie bedeutend in die Länge gezogene Platten, von denen einzelne den Zellkern erkennen lassen. Meist sind sie aber mit Kristallen ganz erfüllt, so daß der Kern nicht mehr zu sehen ist. Die Zellen selbst sind sehr groß. Im weiteren untersucht Brücke wie seine Vorgänger Schnitzlein (93) und Mathias (zit. nach Voit, 112) die chemischen Eigenschaften dieser Kristalle und kommt wie diese zur Anschauung, daß es sich um eine „Verbindung einer anorganischen Base" handelt, welche aber von Brücke nicht näher identifiziert wird. Diese Arbeit Brückes ist jedenfalls in Zoologenkreisen, die sich mit der Fischfärbung beschäftigten, vollkommen unbekannt geblieben, denn Leydig (57) nennt die Elemente des Silberglanzes „kristallähnliche, gestrichelte Plättchen, welche, wo sie immer unter der Lederhaut liegen, feiner sind, als unter den Schuppen, ja hier und da durchgängig nur Molekulargröße besitzen", wie z. B. bei *Lota vulgaris*. Von einer Existenz besonderer Zellen, in denen die Plättchen liegen, ist zunächst in dieser Arbeit Leydigs noch nicht die Rede. Nur 1 Jahr später (1852) hat Brücke die Interferenzzellen (Iridocyten) in der Haut des Chamäleons und der Cephalopoden (s. Cephalopoden) entdeckt. Bei den Fischen werden die Interferenzzellen der Haut zuerst von v. Wittich (116) einer Untersuchung gewürdigt, welche sich sowohl auf die morphologischen als auch chemischen Eigenschaften der Zellen und ihres kristallinischen Inhaltes erstreckt. Erst Barreswil (4) gelang es, den Hauptbestandteil der Perlsubstanz nachzuweisen, das Guanin. Voit (112) hat die Kristalle der „Perlenessenz" von *Alburnus lucidus* genauer untersucht. Die ersten umfangreicheren Untersuchungen über die feinere Morphologie der Iridocyten (Corps irisants, Cellules chatoyantes) bei den Fischen verdanken wir erst Pouchet (79), in denen namentlich durch vergleichende Untersuchungen an vielen Fischarten die außerordentlich wechselnden Formverhältnisse und Verschiedenheiten in der Verteilung dieser Zellen erkannt wurde. Auf diesen Grundlagen fußen dann die Untersuchungen der späteren Autoren, denen es gelang, noch viele interessante Details zu erforschen.

1. Morphologie der Iridocyten.

Die Iridocyten finden sich in allen Teilen der Haut in verschiedener Anzahl und Anordnung, so daß manchmal ganz charakteristische Anhäufungen entstehen, wie z. B. an den sattelförmigen Flecken des Kopfes oder an der Bauchseite von *Gobius Ruthensparri* (Heincke, 45); auf der Unterseite der Flachfische sind die Iridocyten allein vorhanden (Cunningham, 19). Nach Pouchets (80) Beobachtungen an *Rhombus* liegen die Iridocyten unter der Haut in einer ebenen Schicht, gemischt mit schwarzen und gelben Chromatophoren, dagegen geben Cunningham und Mac Munn (20) an, daß bei *Gadus merlangus* die Iridocyten unter den schwarzen und gelben Chromatophoren liegen; ferner liegen z. B. bei der Flunder Iridocyten auf der Außenseite der Schuppen. Besonders dicht liegen

die Iridocyten im Argenteum, denn nach den Untersuchungen von Cunningham und Mac Munn (20) an Flachfischen ist das Argenteum durch Ausbreitung und Verschmelzung von Iridocyten entstanden. Daß die Iridocyten sehr dicht stehen können, hatte schon Heincke (45) an *Gobius Ruthensparri* gesehen, wo er ein zusammenhängendes Maschenwerk beschreibt. Bei *Rhombus* sollen nach Pouchet (80) die Iridocyten selbst an den Stellen, wo sie sehr dicht liegen, sich nicht berühren, manchmal zeigen sie, wie z. B. an den Flossen, eine reihenförmige Anordnung, an anderen Stellen berühren sich aber die Fortsätze der Iridocyten und bilden Netze. Bei *Trigla* sollen die Iridocyten außerordentlich dicht stehen, so daß sie sich fast berühren. Bei *Pleuronectes microcephalus* enthält die Oberseite nur zerstreute Iridocyten, ebenso bei *Solea vulgaris*. Auf der Oberseite der Flunder bilden jedoch die Iridocyten eine geschlossene dichte Reihe unter der Epidermis. In dem verschieden weit sich ausdehnenden Argenteum sind meist die einzelnen zelligen Elemente nicht mehr zu erkennen. Doch zeigt *Arnoglossus megastoma* in der äußersten Schicht der Unterseite sehr dichtstehende Iridocyten; bei Clupeiden liegen die stabförmigen Iridocyten auf der Innenseite jeder Schuppe, während sich bei *Gadus merlangus* eine ununterbrochene Schicht von Iridocyten auf der Außenseite der Schuppen vorfindet (Cunningham und Mac Munn, 20); auch an den Blutgefäßen wurden Iridocyten beschrieben (Pouchet, 80).

Es gibt aber auch Fische, bei denen normalerweise die Iridocyten fehlen, wie bei den Helmichthyden, andererseits kann dieses Fehlen auch als pathologischer Zustand vorkommen, der von v. Siebold (101) als Alampie bezeichnet wird und von dem genannten Autor bei *Salmo fario, Squalius cephalus* und *Chondrostoma Genei* beobachtet wurde.

Es wurde schon erwähnt, daß die Iridocyten sehr verschieden groß sind. Pouchet (79, 80) läßt ihre Größe zwischen 1—20 μ schwanken, klein sind sie bei *Trigla* (1—3 μ), *Trachynus draco*, größer bei *Gobius* (2—4,5 μ), groß bei *Rhombus* (15—20 μ), *Callionyme lyre*. Auch Cunningham und Mac Munn (20) geben für die Flunder ihre Größe auf 10—20 μ und ihre Dicke auf 5 μ an. Als „riesengroß" bezeichnet Leydig (66) die Iridocyten von *Argyropelecus hemigymnus* und *Phoxinus laevis* (Leydig, 64). Nicht minder wechselnd ist auch ihre Form. v. Wittich (116) beschreibt sie als meist deutlich sechseckige Plättchen, die, wenn der Längendurchmesser den der Breite übertrifft, als größere oder kleinere Spieße erscheinen. Polygonale Form mit ziemlich langen Fortsätzen haben die Iridocyten von *Rhombus*, *Trachinus draco*, dagegen sind die von *Trigla* oval oder an den Rändern aufgebogen (Pouchet, 80). Bei *Gadus merlangus* sind es kleine kurze Stäbe oder Spindeln, bei der Flunder ziemlich dicke elliptische Körperchen und bei Weißfischen, Heringen, Sprotten, also den stark silberglänzenden Fischen, läßt sich an den kurzen Stäben oder Prismen der Silberschicht kein Zellcharakter erkennen, während die Pleuronectiden polygonal regelmäßig angeordnete Iridocyten mit deutlichem Zellcharakter zeigen (Cunningham und Mac Munn, 20). In der Zelle wurde der Kern zuerst von Brücke (13) beschrieben, dann von Pouchet (80) bei *Rhombus* beobachtet, später von Cunningham und Mac Munn (20) sowie von Leydig (66) neuerlich beschrieben. Der Kern liegt bald zentral, bald am Rande der Zelle, ja er kann so weit randwärts gelagert sein, daß die Zelle an der entsprechenden Stelle vorgewölbt erscheint.

Der Hauptinhalt der Zellen sind große Mengen von Kristallen, die nach den Angaben von Leydig (64, 66) in einem kontraktilen Plasma enthalten sind. Ein kontraktiles Plasma nimmt Leydig deshalb an, weil manche Fische, z. B. *Rhodeus amarus*, beim Absterben ein bedeutend stärkeres Irisieren zeigen als während des Lebens, indem beim Absterben durch die Plasmakontraktion die einzelnen Kristalle bzw. Plättchen dichter stehen als während des Lebens und Aenderungen ihrer Stellung erfahren; auch der Zellkern ist bei solchen Zellen meist stark in die

Länge gezogen. Auch HEINCKE (45) nimmt eine Beweglichkeit der Zellen an, die er wohl als amöboide Kontraktion und Expansion der Zelle auffaßt und auf die er die verschiedene Stärke des Glanzes bezieht. Beweisend sind aber weder die Beobachtungen LEYDIGS noch HEINCKES. Denn wenn beim Absterben der Tiere durch Destruktionen des Zellplasmas oder gar der Kristalle selbst Veränderungen des Glanzes auftreten, die ja durch chemische Umsetzungen in der Zelle oder an den Kristallen herbeigeführt werden könnten, so kann daraus absolut kein Schluß auf die Kontraktilität des Zellplasmas der Iridocyten gezogen werden.

2. Die Iridocytenkristalle.

Die Kristalle sind in Form von dünnen Plättchen (BRÜCKE, 13) oft in parellelen Gruppen in der Zelle angeordnet; die länglichen Körperchen haben z. B. bei *Rhombus* eine Größe von 1—2 μ, bei *Labrus* 2 μ (POUCHET, 80). Im wesentlichen übereinstimmend mit POUCHET haben auch CUNNINGHAM und MAC MUNN (20) die Anordnung der Plättchen in den Iridocyten der Flunder beschrieben, wo die parallelen Plättchen senkrecht zur Oberfläche der Zelle stehen. In der Ansicht von oben bilden die Plättchen parallele Linien, die mit denen anderer Gruppen Winkel bilden. Die Linien sind die optischen Querschnitte der Plättchen. Die Farbe der Plättchen ist im durchfallenden Licht gelb, auf einem dunklen Untergrund blau, und auf die letztere Weise soll auch nach POUCHET wenigstens zum Teil die blaue Färbung der Fische zustande kommen; an einer anderen Stelle (79) sagt er aber, daß die blaue Farbe der Fische durch die Iridocyten bedingt ist, indem sie die Komplementärfarbe der Blättchen ist, die durch Fluoreszenz hervorgebracht wird. Den Beweis dafür, daß es sich nicht um eine Interferenzfarbe handelt, wie die meisten Autoren annehmen, hat aber POUCHET (80) niemals erbracht. Denn die Angabe, daß die blaue Farbe unabhängig vom Einfallswinkel des Lichtes ist, und im Lampenlicht und Magnesiumlicht bestehen bleibt und bei monochromatischer Beleuchtung mit gelbem Licht verschwindet, beweist weder, daß es sich um Fluoreszenzfarben handelt, noch widerlegt es die Möglichkeit einer Färbung durch Interferenz.

Schon BRÜCKE (13) war der starke Glanz der Kristalle aufgefallen, die nach v. WITTICH (116) doppeltbrechend sind und lebhafte Interferenzfarben zeigen und in ihrer natürlichen Lage wie dünne Plättchen wirken; das durch Interferrenz hervorgerufene Farbenspiel der Kristalltäfelchen wird auch von VOIT (112) für *Alburnus lucidus* bestätigt.

Die chemische Untersuchung der Kristalle hatte SCHNITZLEIN (93) dazu geführt, anzunehmen, daß sie aus Calciumphosphat beständen, während MATHIAS (zit. nach VOIT, 112) Magnesiumphosphat fand, und BRÜCKE (13) sich mit der ganz allgemein gehaltenen Angabe begnügt, es handle sich um Verbindungen einer anorganischen Base. Die Kristalle sind unlöslich in Wasser, Alkohol, Aether (BRÜCKE, 13; v. WITTICH, 116; POUCHET, 79; BARRESWIL, 4; VOIT, 112; BETHE, 7). Sie sind ferner unlöslich in Ammoniak und Essigsäure (BARRESWIL, VOIT, BETHE), löslich dagegen in Mineralsäuren, wie alle Autoren gefunden haben, sowie in Kali- oder Natronlauge (v. WITTICH, VOIT, BETHE). Aus diesen Lösungen scheiden sich beim Verdampfen wieder Kristalle ab (BARRESWIL, VOIT, BETHE).

Aus ihren Lösungen werden sie durch Neutralisation als flockiger, weißer Niederschlag ausgefällt (v. Wittich, Voit, Bethe). Schon v. Wittich (116) hatte gefunden, daß in der sauren Lösung der Kristalle nach Zusatz von Ferrocyankali oder Gerbsäure eine Fällung eintritt, so daß auf Grund der Löslichkeits- und Fällungsreaktionen v. Wittich bereits zu dem Resultat kam, daß es sich um eine organische Verbindung handle, worin ihn noch die Beobachtung bestärkte, daß die Kristalle bei ihrer Verbrennung einen deutlichen Horngeruch geben, was später von Voit (112) bestätigt wurde. Also mußte Stickstoff in ihnen enthalten sein. Beim Lösen in Säuren fand v. Wittich Kohlendioxydentwicklung, so daß er annahm, dieses sei an Calcium gebunden. Barreswil (4) fand, daß die salpetersaure Lösung der Kristalle beim Verdampfen einen gelben Rückstand zeigt, der durch Kalilauge eine rote Färbung annimmt, ferner fällt Silbernitrat aus der salpetersauren Lösung einen Niederschlag aus. Auf Grund dieser Reaktionen sprach Barreswil den organischen Körper der Kristalle als Guanin an. Voit gelang es, gleichfalls den Nachweis zu führen, daß die Kristalle der Perlessenz von *Alburnus lucidus* Guanin enthalten, gleichzeitig zeigt er auch, daß wegen des negativen Ausfalles der Millonschen Reaktion kein Eiweißkörper in den Kristallen enthalten ist. Durch die Untersuchung der Asche dieser Kristalle fand Voit, daß sich die Asche in Säuren unter Kohlendioxydentwicklung löst. Ammoniak bewirkt in der salzsauren Lösung keinen Niederschlag, dagegen tritt nach Zusatz von Essigsäure Ammoniumoxalat eine Fällung von oxalsaurem Kalk ein, so daß das Calcium an das Guanin gebunden ist, weil sich Phosphorsäure in der Asche nicht nachweisen ließ. Bethe (7) konnte gleichfalls das Guanin in den Kristallen der Silbersubstanz der Fische nachweisen, fand aber in der Asche der Kristalle außer kohlensaurem Kalk noch nachweisbare Mengen von Phosphorsäure und Eisen.

Cunningham und Mac Munn (20) haben ebenso wie Ewald und Krukenberg (25) die Ausbreitung des Guanins in der Fischhaut bei vielen Arten untersucht. Die beiden englischen Autoren fanden bei Flachfischen und vielen anderen Fischen in den Kristallen der Iridocyten im Gegensatz zu Voit keinen Kalk in der Asche, wohl aber kommen in der Haut der Fische, besonders bei Pleuronectiden, große prismatische Kristalle von Ammonium-Magnesiumphosphat vor; auch Kristalle von Calciumphosphat finden sich z. B. bei *Solea variegata*, *Arnoglossus megastoma, Clupea harengus*, ebenso bei *Cottus bubalis*; dagegen konnten Kalkkristalle bei *Trigla hirudo* und *Scomber scomber* im Argenteum nicht gefunden werden. Das Guanin des Argenteums kommt in Nadeln oder Prismen vor, bei *Nerophis aequoreus* enthält das Peritoneum neben dreieckigen Kristallen auch Körner von Guanin. Merkwürdig ist, daß die unregelmäßigen Guaninkristalle von der Rückengegend bei *Osmerus eperlanus* im durchfallenden Gaslicht rot und im reflektierten grün erscheinen. Nach den Untersuchungen der englischen Autoren erscheint es mir wahrscheinlich, daß der Kalk, den Voit und Bethe fanden, ebenso die Phosphorsäure in Bethes Analysen von zufälligen Beimengungen von Kristallen aus der Fischhaut zum Untersuchungsmaterial herrühren dürften.

Schon Heincke (45) weist darauf hin, daß die meisten Iridocyten

von *Gobius Ruthensparri* in ihrer Mitte ein schwarzes oder gelbes Pigment enthielten, daß möglicherweise nur auf den Zellen aufgelagert sein könnte. Auch POUCHET (80) hat in den Iridocyten manchmal ein braunes Pigment beobachtet, so besonders bei *Scorpaena*, woraus er folgert, daß die Iridocyten einerseits mit den Bindegewebszellen, andererseits mit den Chromatophoren verwandt seien. CUNNINGHAM und MAC MUNN (20) haben jedoch beobachtet, daß z. B. bei der Flunder die Iridocyten von den Fortsätzen der Melanophoren umfaßt werden, so daß an manchen Stellen die Außenränder der Iridocyten ganz dunkel sind. Die englischen Forscher halten POUCHETS Auffassung von der Verwandtschaft der Iridocyten mit den Bindegewebszellen und Melanophoren mit Recht für sehr problematisch.

Von besonderer Bedeutung für das Zustandekommen des Goldglanzes ist die Lagebeziehung der Iridocyten zu Fetttröpfchen, welche zuerst von v. WITTICH (116) erkannt wurde. Die verschiedene Farbe des Metallglanzes rührt nicht von einer verschiedenen Gestalt oder Färbung der Kristalle her, sondern von einem in rundlichen oder unregelmäßigen Zellen abgelagerten Fett her, das bald neben, bald über ihnen liegt. Auf den Schuppen liegen jene Farbzellen auf der Vorderseite unter der Epidermis, also über den Flitterzellen. Sie sind beim Goldkarpfen orange oder rot, bei dem während der Laichzeit kupfergefärbten *Gasterosteus aculeatus* rot, bei dem messingglänzenden *Cyprinus carassius* hellgelb, bei anderen, die einen mehr grauen Bleiglanz zeigen, schwarz. Die farbigen Fette lassen sich durch Alkohol, Aether aus den Schuppen vollständig entfernen, worauf sie ihren Farbenton verlieren. Ganz übereinstimmend sind auch die Angaben von CUNNINGHAM und MAC MUNN (20), wonach der Goldglanz z. B. bei *Trigla hirudo* durch ein gelbes oder orange Lipochrom bedingt ist, welches über der Guaninlage gelegen ist.

3. Die Entwicklungsgeschichte der Iridocyten und des Argenteums.

Die Entwicklung der Iridocyten und des Argenteums ist nur von CUNNINGHAM und MAC MUNN (20) eingehender studiert worden. Bei Flunderlarven, von 10 mm Länge, welche schon Chromatophoren besitzen, fehlen die Iridocyten und das Argenteum noch vollständig. Erst bei Tieren von 15 mm Länge, welche ihre Metamorphose schon vor einiger Zeit beendigt haben, sind bereits reichliche Iridocyten auf der Oberseite vorhanden, während das Argenteum noch immer fehlt. Die Iridocyten sind auf der Oberseite des Tieres viel reichlicher als auf der Unterseite, also gerade umgekehrt wie beim erwachsenen Tier. Besonders reichlich sind sie in der Laterallinie und in den intermuskulären Septen, während sie an anderen Teilen der Haut ganz fehlen. An der Unterseite finden sie sich nur in den Flossenmuskeln des Körperendes. Die Entwicklung der Iridocyten beginnt sehr bald nach Beendigung der Metamorphose; bei 15 mm langen Tieren erscheint die reflektierende Substanz im Peritoneum. Auf der Unterseite entwickelt sie sich zuerst in der Gegend der Leibeshöhle bei Tieren von 2,1 cm Länge und ist bei 7,3 cm langen Exemplaren bereits gleichmäßig geworden. Das Argenteum erscheint zuerst im Peritoneum, wo es aus einzelnen getrennten Platten besteht, die pflasterartig angeordnet und wesentlich größer sind als die Iridocyten der Haut. Sie zeigen eine wechselnde Form, haben einen etwa zentral gelegenen Kern und eine granulierte Struktur. In der inneren Lage der Haut war das Argenteum erst bei 5,6 cm langen Tieren zu

beobachten und zeigt einen analogen Bau wie das Argenteum des Peritoneums. Es findet sich nur in der Nachbarschaft der vorderen Seitenlinie und fehlt auf der Unterseite des Fisches. Das Argenteum besteht aus zwei ursprünglich voneinander getrennten Lagen, die später aber miteinander verschmelzen. Die ersten Spuren des Argenteums der inneren Schicht der Haut sind beim Glattbutt erst bei Tieren von 8—9 cm Länge zu sehen; die Iridocyten der äußeren Schicht sind kleiner, zahlreicher, regelmäßiger angeordnet als die der inneren Schicht. Die Anordnung der äußeren Iridocyten entspricht den Schuppen, wo sie am freien Teil der Schuppen zahlreicher sind als an ihren Rändern. Die tiefgelegenen Iridocyten sind in Reihen angeordnet und bilden ein loses Netzwerk mit unregelmäßigen Maschen. Zweifellos besteht kein wesentlicher Unterschied zwischen den beiden Gruppen von Zellen, welche als Iridocyten und als Argenteum voneinander geschieden werden, denn das ursprüngliche Argenteum der Flunder ist nur eine Anhäufung von Iridocyten. Aber es ist kein Fall bekannt, in dem sich die oberflächlich gelegenen Iridocyten zu einer kontinuierlichen Lage, einem Argenteum, entwickeln. Andererseits gibt es aber Fälle, wo ein in früheren Stadien ausgebildetes Argenteum sich vermindert oder gar verschwindet. Die 2 cm langen pelagischen Larven von *Motella tricirata* zeigen in der Haut eine dicke Lage reflektierender Substanz besonders an den Seiten, sie fehlt am Rücken ganz und wird dünner gegen den Rand des Bauches zu. Die erwachsenen Tiere, die am Grunde leben, zeigen keine reflektierende Substanz, nicht einmal Iridocyten weder in der äußeren, noch inneren Lage der Haut.

K. Physiologie des Farbenwechsels.

1. Allgemeine Biologie des Farbenwechsels.

Was zunächst den Umfang des Farbenwechsels bei den verschiedenen Fischarten anbelangt, so ist er sehr verschieden. Zumeist erstreckt er sich nur auf eine Aenderung der Farben von hell zu dunkel und umgekehrt, wenn nur die Melanophoren an dem Farbenwechsel beteiligt sind, z. B. bei *Serranus cabrilla* (de Vescovi, 110) oder *Rhombus* (Pouchet, 80), dessen Farbe wechselt zwischen der des Fichten- und Mahagoniholzes oder der Farbe „einer algerischen Frau und der einer Hindu“. Der Farbenwechsel kann auch zwischen mehreren verschiedenen Farben stattfinden, wenn es sich um Expansions- und Retraktionserscheinungen an verschieden gefärbten Chromatophoren handelt, wie z. B. bei *Scorpaena scrofa*, wo die Farbe zwischen gelb und rot wechselt (de Vescovi, 110) oder bei chinesischen Makropoden (Carbonnier 1872, zit. nach van Rynberk, 90), die von einem einheitlichen Grau plötzlich ganz purpurrot werden und schön leuchtende blaue und grüne Flecke zeigen.

Bei all dem oft sehr starken Farbenwechsel, der unter physiologischen Bedingungen stattfindet, handelt es sich aber stets nur um Veränderungen der Expansion bzw. Retraktion der Chromatophoren, aber niemals um eine „Umfärbung“ in dem von mir definierten Sinne; es entsteht keine neue Farbe, die nicht schon in den Chromatophoren vorhanden war. Nur Pouchet (80) sagt einmal, daß wirkliche Umänderungen der Farben von ihm bei jungen Blennien beobachtet worden seien. Da keine genaueren Angaben über die näheren Umstände vorliegen, scheint es mir höchst zweifelhaft, daß es sich um eine Umfärbung gehandelt hat.

Ganz anders liegen die Dinge mit der Veränderung der Zeichnung. VAN RYNBERK (90) hat an Pleuronectiden (*Solea impar* und *monochir*, besonders *Rhomboidichthys*) sehr weitgehende Aenderungen der Färbung gesehen, aber im dunklen wie im hellen Extrem bleibt bei jeder Art noch die eigentümliche Zeichnung als ein Schatten vorhanden. Dagegen zeigt der Flußbarsch beim physiologischen Farbenwechsel nicht nur eine Veränderung der Färbung, sondern auch eine solche der Zeichnung (KAMMERER, 49), indem beim Erblassen die charakteristischen Querbinden verschwinden. *Acerina cornua* hat einen ähnlichen Farbenwechsel wie *Perca*, ohne daß aber die Zeichnung verschwindet. Bastarde von beiden Arten haben nun einen lebhaften physiologischen Farbenwechsel, wobei die Sprenkelung erhalten bleibt, während die Seitenbänder verschwinden können. Auch GAMBLE (41) hat weitgehende Zeichnungsänderungen an Labriden beobachtet. *Crenilabrus rupestris* zeigt nach den verschiedenartigsten Reizungen ein Auftreten von dunklen Wellenlinien und wieder Verschwinden, so daß ein fortwährender Wechsel der Zeichnung eintritt. Aehnliches hat HOLT (zitiert nach GAMBLE, 41) bei *Labrus maculatus* beobachtet. In diesem Falle ändern sich nur die dunklen metamer angeordneten Chromatophoren, während sich die Grundfarbe nicht ändert. Zuweilen verschwinden die Bänder vollkommen und der Fisch wird gleichmäßig grün. Aehnlich verhält sich *Crenilabrus rupestris*. An *Crenilabrus Roissali* hat v. FRISCH (34) ähnliche Beobachtungen gemacht. Auf blaugrünem Grund zeigt der Fisch eine braune, durch rote Chromatophoren bedingte Bänderung, die bald quer, bald längs verläuft. In wenigen Sekunden kann die Querbänderung eines Individuums in eine Längsbänderung übergehen und umgekehrt. Aus allen diesen Beobachtungen geht hervor, daß Zeichnungsänderungen nur durch Retraktion oder Expansion der Chromatophoren bedingt werden, daß aber in den Fällen, wo die Zeichnung durch bestimmte topographische Anordnung der Chromatophoren bedingt ist, z. B. starke Anhäufung an bestimmten Stellen, Fehlen an anderen, sie durch den verschiedenen Expansions- oder Retraktionszustand nicht zum Verschwinden gebracht werden kann, sondern nur in ihrer Deutlichkeit wechselt.

Neben den Fischen, welche einen ausgesprochenen Farbenwechsel haben, gibt es auch solche, bei denen er nur von sehr geringem Umfang ist, wie z. B. bei *Uranoscopus scaber*, der weißlich ist und wenig braune Färbung am Rücken zeigt, oder er fehlt ganz wie bei *Heliastes chromis* (DE VESCOVI, 110). Auch bei Arten, die sonst einen ausgesprochenen Farbenwechsel haben, soll es Exemplare geben, wo der Farbenwechsel vollständig fehlt. So gibt SCHNEIDER (92) an, er habe aus dem Obersee bei Riga helle und dunkle Barsche gefangen, die keinen Farbenwechsel während des Lebens, ja nicht einmal beim Abtöten und Konservieren zeigten. Der Autor nimmt an, daß ein Fehlen oder gar der Verlust des Farbenwechsels damit zusammenhängt, daß diese Tiere lange Zeit unter gleichmäßigen Verhältnissen leben, wo ihnen der Farbenwechsel keinen Nutzen als Schutzfärbung bietet, so daß er als Folge der Inaktivität verloren gegangen ist. Dieser zuerst von POUCHET (80) ausgesprochenen Meinung haben sich auch die anderen Autoren mit mehr oder weniger geringen Modifikationen angeschlossen. Ich möchte aber

diesen Angaben über das Fehlen des Farbenwechsels keinen allzu großen Wert beilegen, da ja die Beobachtung an den betreffenden Tieren sich im besten Falle nur auf wenige Tage erstreckte und unter Bedingungen geschah, die keineswegs den normalen Lebensbedingungen der freilebenden Arten entsprechen. Es sind dabei lang andauernde Erregungszustände des Nervensystems möglicherweise vorhanden gewesen, welche die Beibehaltung einer Färbung bedingt haben können, wenn es auch mir nicht möglich ist, die hierfür in Betracht kommenden speziellen Ursachen aus den Beschreibungen der Autoren ersehen zu können. In dieser Auffassung werde ich besonders bestärkt durch eine Beobachtung, welche v. Frisch (34) an doppelseitig geblendeten Pfrillen gemacht hat. Diese Tiere werden bei der Erregung dunkel, wobei die Expansion der roten Pigmentzellen mehr in den Vordergrund tritt als die der schwarzen. Die Tiere werden bei Reizung nach einer Viertel- bis halben Stunde am Bauche blutrot. Diese Farbenveränderung kann eintreten beim Fischen mit dem Netz oder durch Wasserwechsel im Aquarium, Veränderung des Wasserstandes, Darreichung des Futters. Meist verschwindet die Färbung schon nach wenigen Stunden, wenn sich die Fische beruhigt haben, aber sie kann manchmal tagelang anhalten, ohne daß v. Frisch einen besonderen Grund anzugeben in der Lage war. Wie sehr auch psychische (?) Einflüsse die Farben zu ändern vermögen, davon wird später ausführlich zu sprechen sein.

Auch die Größe der verschiedenen Fischarten wird mit der Intensität des Farbenwechsels in Beziehung gebracht (Heincke, 45). So sollen besonders die kleinsten Fische, wie *Gasterosteus*, *Syngnathus*, *Hippocampus*, *Gobius* einen besonders ausgeprägten Farbenwechsel haben. Wenn auch Heincke nicht ausdrücklich sagt, daß er diesen Farbenwechsel als besondere Schutzanpassung der kleinen Tiere für notwendiger hält als für die größeren, so kann doch aus seiner Darstellung dieser Schluß unmittelbar zwischen den Zeilen herausgelesen werden. Doch möchte ich dieser Argumentation keinen allzu großen Wert beilegen, weil sie rein anthropomorphistisch gedacht ist.

Auffallend ist es, daß der Farbenwechsel bei den verschiedenen Fischen sich sehr verschieden rasch vollzieht, ferner einige Arten nur schwer veranlaßt werden können, ihre Farbe zu ändern. Schon Stark (105) erwähnt, daß *Phoxinus* einen ziemlich raschen Farbenwechsel hat, der sich innerhalb 5 Minuten vollziehen kann; noch rascher ist er bei *Gasterosteus aculeatus*, ferner bei *Perca fluviatilis* und *Gobitis barbatula*. Zu den Fischen, welche einen raschen Farbenwechsel besitzen, gehören ferner *Rhombus laevis*, *Gobius niger*, *Callionyme lyre* (Pouchet, 80), *Blennius Montagui*, *Blennius palmicornis*, *Gobius capito*, *Labrus merula*, *Crenilabrus pavo* u. a. (de Vescovi, 110). Besonders rasch verläuft der Farbenwechsel aber bei *Trigla lineata* (v. Frisch, 34), die momentan erbleichen kann. Wenn der Fisch ruhig am Boden eines Gefäßes liegt, pflegt er am Bauche und am ganzen Körper rot zu sein. Beim Herantreten an das Gefäß wird der Bauch und die Flanken weiß, der Rücken grau, ohne daß der Fisch dabei die geringste Bewegung macht. Nach einer halben Minute ist die rote Farbe wieder zurückgekehrt. Ferner wird *Scorpaena porcus* bei Berührung oder Aufregung plötzlich dunkel. *Rhombus* soll nach Pouchet (80) seine Farbe auf verschiedenfarbigem Grund

so rasch ändern, als er sich von einer hellen zu einer dunkleren Stelle bewegt. Doch werden wir später sehen, daß dieser rasche Farbenwechsel auf Veränderungen des Untergrundes entweder eine Ausnahme oder eine Täuschung ist. Ueberhaupt kann man aus den eben angegebenen Beobachtungen keineswegs schließen, daß die genannten Tiere stets einen so rasch verlaufenden Farbenwechsel haben werden, sondern das Ergebnis hängt zweifellos von der Art und dem Ort des einwirkenden Reizes ab, ferner vom allgemeinen Erregbarkeitszustand. Denn ganz abgesehen von besonderen Zeitperioden, wie z. B. während der Laichzeit, wo der Farbenwechsel leichter eintritt und auch umfangreicher ist, worauf schon POUCHET (80) bei *Gasterosteus* hinwies, zeigen sich auch sonst verschiedene Schwankungen in der Leichtigkeit des Farbenwechsels, indem viele Fische, z. B. *Mullus surmuletus*, *Blennius palmicornis*, *Labrus merula* frisch gefangen oder frei lebend den Farbenwechsel intensiver zeigen als in der Gefangenschaft (DE VESCOVI, 110), das Gleiche ist der Fall bei *Callionyme lyre* (POUCHET, 80). Aber auch sonst kann die Zeit sehr erheblich wechseln, ohne daß bestimmte Ursachen dafür angegeben werden könnten. DE VESCOVI (110) hat an *Blennius pholis* beobachtet, daß der Farbenwechsel sich manchmal in einigen Stunden, manchmal aber binnen einigen Minuten vollzog. Auch das Alter hat einen zweifellosen Einfluß auf die Geschwindigkeit des Farbenwechsels, denn nach den Beobachtungen von HEINCKE (45) brauchen erwachsene Syngnathen, die in ungestörtem Zustande sich befinden, bis 1 Stunde zu ihrem Farbenwechsel, während junge eben aus dem Brutsack entschlüpfte *Syngnathus typhle* nur einen Bruchteil einer Minute dazu nötig haben. Allen diesen Beobachtungen ist aber leider nur ein sehr bedingter Wert zuzusprechen, da es sich dabei nur um gelegentliche Beobachtungen handelt, die nicht immer unter streng vergleichbaren Versuchsbedingungen angestellt worden sind. Systematische Versuchsreihen auf diesem wichtigen Gebiete fehlen leider noch vollständig.

Eine zweite außerordentlich bemerkenswerte Erscheinung ist der Einfluß der Uebung auf die Schnelligkeit des Farbenwechsels. POUCHET (80) beobachtete, daß ein *Rhombus*, der längere Zeit bereits in einem Gefäß mit Sandgrund gelebt hatte, weiß geworden war. In einem Gefäß mit dunklem Grund wurde er binnen 5 Tagen dunkel. Zurückversetzt in das Gefäß mit Sandgrund wurde das Versuchstier binnen 2 Tagen hell und beim Einbringen in das Gefäß mit dunklem Grunde in 2 Stunden so dunkel, wie er beim ersten Versuch erst am 5. Tage war. Auch VAN RYNBERK (90) berichtet über ähnliche Beobachtungen an Pleuronectiden. Frisch gefangene Tiere haben einen langsamen Farbenwechsel; dunkle Exemplare werden auf einem weißen Marmorgrund binnen 3 Tagen hell. Bei öfterer Wiederholung der Versuche verkürzt sich die Zeit „durch Uebung“ bis auf einige Minuten, ja sogar Sekunden. Ferner hat v. FRISCH (34) in seinen Arbeiten vielfach auf den Einfluß der Uebung hingewiesen. Auch hier wären systematische Versuchsreihen an einem größeren Material dringend notwendig, denn es ist nicht ganz sicher, ob nicht andere Bedingungen als die „Uebung“ an der Verkürzung der Zeit wesentlich beteiligt sind, vor allem kann die allgemeine Erregbarkeit der Tiere im Laufe der Versuche so zugenommen haben, daß die „Uebung“ als solche gar nicht in Frage

dabei kommt. Uebrigens liegt auch eine gegenteilige Beobachtung in der Literatur vor, denn Heincke (45) gibt an, daß bei lange dauernden wiederholten Farbwechselversuchen an *Gobius* eine Ermattung des Farbenwechsels eintritt. Aber auch hier ist die genaue Analyse der Versuchsbedingungen nicht möglich, insbesondere auf welchen Teil des koloratorischen Apparates die Ermüdung zu beziehen ist. Die gleiche Frage müßte natürlich auch bei der Uebung gestellt werden.

Auch ein periodischer Farbenwechsel nach der Tageszeit wird von v. Frisch (34) bei der Pfrille beschrieben. Versuchstiere, die tagelang auf gelbem Papier oder rotem Grund gehalten werden, zeigen allabendlich ein Zurückgehen der Rotfärbung. Bei der gelben Färbung vermutet v. Frisch ein gleiches, konnte aber keine sichere Entscheidung darüber treffen. Das Abblassen tritt mit der Dämmerung ein, $1\frac{1}{2}$ Stunden nach Eintritt der Nacht ist das Rot verschwunden und tritt am nächsten Morgen einige Stunden nach Tagesanbruch wieder hervor. Diese von v. Frisch (34) gemachten, aber nicht näher analysierten Beobachtungen bedürfen unbedingt einer weiteren genaueren Untersuchung, um festzustellen, welche Faktoren an dem Zustandekommen dieses periodischen Farbwechsels beteiligt sind. Es ist das umso notwendiger, um zu erfahren, ob es sich hier um ein Analogon des von Keeble und Gamble an Crustaceen beobachteten Farbenwechsels handelt, und ob überhaupt auch andere Fische als die Pfrille einen solchen periodischen Farbenwechsel besitzen.

Von den biologischen Faktoren, welche auf die Färbung bzw. den Farbenwechsel der Fische von größtem Einfluß sind, wurde von jeher der Einfluß der Umgebung, in der die Fische leben, sehr hoch bewertet. So erwähnt Shaw (100) bereits, daß im Fluß gefangene Lachse dunkler sind als die in einem Teich gezogenen, der Quellwasser enthält. Vor allem wird der Durchsichtigkeit und der Farbe des Wassers eine hohe Bedeutung zugeschrieben, wie die folgenden Beispiele zeigen sollen. *Scardinius hesperidicus* zeigt in den Gewässern jenseits der Alpen schwarze Flossen. Eine ähnliche Varietät mit schwarz gefärbtem Leib kommt im Achensee vor. v. Siebold (101) vermutet nun, daß die blaue Farbe des Wassers, welche der Achensee mit den transalpinen Seen gemeinsam hat, es ist, die diese besondere Färbung bedingt, ja v. Siebold glaubt, daß die von Agassiz, Ayres und Stores an Salmoniden beobachteten Farbenunterschiede, die von den genannten Autoren auf die verschiedene Beschaffenheit des Bodens bezogen werden, wohl auf die Verschiedenheit des Wassers zurückzuführen sind. *Cyprinus carpio* von gewöhnlicher Färbung wurde im Freien in ein milchig gefärbtes Wasser gesetzt, in welchem er blaß wurde und mit der Farbe des Wassers übereinstimmte (La Blanchere, 9). Ganz übereinstimmend verhalten sich *Cyprinus Tinca*, sowie *Leuciscus rutilus*. Ferner zeigt *Cyprinus auratus* in einem Tümpel auf Buntsandstein die gewöhnliche rote Färbung, in einem klaren Quellwasser auf Kalkboden wurde das Tier weiß, und in einem Zementbecken wurde es wieder rot. de Vescovi (110) geht sogar so weit, auf Grund seiner Versuche anzugeben, daß schwarze oder dunkle Umgebung eine schwarze Farbe bewirkt, rot bedingt Braunfärbung, gelb blasse Färbung, grün weißliche Grundfarbe mit farbigen Flecken, blau hat eine mittlere Färbung zwischen hell und dunkel zur Folge.

Nicht nur die Farbe, sondern auch die übrige Beschaffenheit des Grundes, ob Sandboden oder Fels soll für die Färbung von Einfluß sein, desgleichen die Tiefe, aus der die Tiere gefischt werden, wie die Fischer berichten (POUCHET, 80, REGNARD, 83). In je größerer Tiefe die Fische leben, um so intensiver soll die Färbung sein; so ist *Scorpaena* in der Ufergegend braungelb, in 30 m Tiefe weinfarben und wird um so röter, aus je größerer Tiefe sie kommt. *Cottus bubalis* ist an den Küsten und im seichten Wasser mattgrün oder braun, in tiefem Wasser rot oder karmin gefärbt (CUNNINGHAM und MAC MUNN, 20). Ferner sind die Tiere auf Sandgrund weniger dunkel als auf Felsengrund. Nicht nur für die Meeresbewohner werden solche Angaben gemacht, sondern auch für Flußfische. CRISP (18) berichtet, dunkle Forellen an den tiefsten Stellen eines Stromes gefangen zu haben, während die gewöhnlich gefärbten Exemplare an den klaren Stellen des Wassers gefischt wurden.

Auch den Algen des Grundes hat man einen bedeutenden Einfluß auf die Farbe der Fische zugeschrieben (HEINCKE, 45; POUCHET, 80; REGNARD, 83). HEINCKE gibt an, daß Syngnathen die Farben und Zeichnungen der Seegrasblätter vollkommen nachahmen; *Cyprinus tinca* wurde in einem Gefäß mit Algen binnen 1—2 Stunden bronzegrün, in einem Gefäß mit schlammigem Wasser weiß und blaß rötlich, in klarem Wasser färbten sich die beiden Tiere wieder gleich (REGNARD, 83).

So interessant auch diese Beobachtungen über den Einfluß der Umgebung sind, so können aus ihnen doch keine irgendwie gearteten Schlüsse abgeleitet werden, welche Anspruch auf Allgemeingültigkeit beanspruchen könnten, denn die Beobachter haben immer nur einen Faktor aus der ganzen Summe von Gliedern, die die Umgebung ausmachen, herausgegriffen, und zwar jenen Faktor, der ihnen am sinnfälligsten war, ohne auch nur im entferntesten die Wirkung anderer mitwirkender Faktoren zu bedenken. So ist z. B. nirgends von den Temperaturen des Wassers die Rede, niemals von der Stärke der Strömung, von der Verschiedenheit der Belichtung und der Bewölkung, vom Geschlecht der Tiere, von der Jahreszeit, Zeitpunkt des Laichens usw. Ohne solche genauen Angaben lassen sich die Beobachtungen aber gar nicht kritisch verwerten.

Eine Beobachtung HAACKES (44) soll hier noch Erwähnung finden. Bei Goldfischen wird durch das Leben in der Gefangenschaft häufig eine gelbrote Färbung und teilweiser oder vollkommener Albinismus hervorgebracht. Gewöhnliche deutsche Karauschen (*Carassius vulgaris*) wurden in ein ziemlich dunkles Becken des Aquariums des Frankfurter zoologischen Gartens gesetzt. Im Verlauf von 2—3 Jahren hatte ein Exemplar sein Pigment vollständig verloren, es war daraus ein Goldfisch geworden. Ein anderes Tier hatte gleichfalls die dunkle Färbung verloren, aber die Veränderung war nicht so hochgradig. Die Ursachen für diese Pigmentumwandlungen konnten von HAACKE nicht angegeben werden. Doch sei darauf hingewiesen, daß SEMPER (99) bei Goldfischen einen periodischen Farbenwechsel im Verlaufe eines Jahres beobachtet hat, wobei das gelbe Pigment in rotes übergeht oder das silberne dunkel wird.

Die Farbenpracht der Fische zur Laichzeit ist besonders von v. SIEBOLD (101), COSTE (17), HEINCKE (45), POUCHET (80) und v. ZEYNEK (118), sowie anderen Autoren bei verschiedenen besonders

bunt gefärbten Fischen beschrieben worden. Kammerer (49) weist auf Grund seiner Untersuchungen am Flußbarsch darauf hin, daß alle Farben das ganze Jahr hindurch zu sehen sind und demgemäß kein spezifisches Hochzeitskleid darstellen, sondern unter der sexuellen Erregung der Tiere nur stärker werden, eine Anschauung, der sich auch v. Frisch (34) anschließt. Da das Laichen der Fische im Dunkeln stattfindet, so können die prächtigen Farben unmöglich als Reizmittel für die Weibchen aufgefaßt werden, sondern sie sind die Folge- und Begleiterscheinungen der erhöhten Lebenstätigkeit zu dieser Zeit.

Auch von psychischen Einflüssen auf den Farbenwechsel ist vielfach die Rede. So berichtet ein Autor O. (74) in seiner Uebersetzung der Starkschen englischen Arbeit folgendes über die Kämpfe der Männchen von *Gasterosteus aculeatus*: „Der Sieger zeigt eine auffallende Farbenveränderung. Aus einem gefleckten grünlich aussehenden Fisch wird ein solcher, der mit den schönsten Farben prangt .... Das ganze Tier trotzt (?) von Kraft und Mut. Der Besiegte zeigt auch plötzliche Farbenveränderungen, seine schönen Farben verbleichen, er wird wieder fleckig und häßlich, und er verbirgt seine Schmach, indem er sich unter seine friedfertigen Brüder versteckt, die den Teil des Kübels bewohnen, wo kein Tyrann herrscht.“ Weibchen zeigen nie das lebhafte Farbenspiel. Weniger poetisch und dramatisch vergleicht Pouchet (80) das Farbenspiel von *Rhombus* mit dem des Chamäleons, und kommt zu dem Schluß, daß die Farbenveränderungen der Fische willkürlich hervorgerufen werden. Bei stupiden Tieren, die sich leicht ergreifen lassen, fehlt die Farbenveränderung oder ist zu mindestens weniger deutlich.

Weniger anthropomorphistisch sind die Deutungen späterer Autoren über die Wirkung psychischer Einflüsse, indem sie angeben: wenn man die Tiere beunruhigt, einfangen will, quält, erschreckt, aufregt usw. Aus diesen mannigfachen Aeußerungen geht nur eines hervor, daß es sich um ganz ungenau definierte, vielfach miteinander kombinierte Reize handelt, deren Einwirkung hier im Versuch zur Geltung kam. Man kann aber meiner Meinung nach zweifellos keinen Beweis dafür erbringen, daß die Farbenveränderung durch psychische Wirkungen hervorgebracht worden ist, es handelt sich hier offenbar nur um Reaktionen der Tiere auf äußere Reize (Tastreize, mechanische, optische Reize), die natürlich ebensogut rein reflektorisch ohne die geringste Mitwirkung der Psyche auftreten.

Die untersuchten Tiere zeigen auf diese „psychischen“ Reize verschiedenes Verhalten. Vielfach wird eine Aufhellung, Erblassen beschrieben z. B. beim Hecht (Mayerhofer, 70) *Trigla lineata*, *Phoxinus*, *Carassius vulgaris*, *Salmo fario* (v. Frisch, 31, 34). Auch künstlich auf der Unterseite pigmentierte Pleuronectiden zeigen beim „Erschrecken“ Erblassen der Unterseite (Cunningham und Mac Munn, 20), Erregung (Berührung mit einem Stab) von *Crenilabrus Roissali* bewirkt die Umänderung der Querbänderung in eine Längsbänderung und umgekehrt. Dagegen hat van Rynberk (89) bei *Solea* und *Rhomboidichthys* eine Verdunkelung des ganzen Körpers nach „psychischer“ Reizung gesehen. Auch *Scorpaena porcus* wird bei Berührung oder „wenn sie spontan unruhig werden“, dunkel.

Merkwürdig sind auch die Reaktionen geblendeter Tiere. POUCHET (80) erwähnt bereits, daß auch geblendete Tiere bei Beunruhigung Farbenwechsel zeigen, und MAYERHOFER (70) fügt hinzu, daß sie stärker reagieren als sehende Tiere. Endlich hat v. FRISCH (34) an geblendeten *Phoxinus* bei Beunruhigung eine intensive Rotfärbung des Bauches gesehen, die lange anhält. Aber auch sehende Pfrillen zeigen bei psychischen Erregungen diese Rotfärbung.

Auch der Schlaf soll nach VERRILL (109) eine deutliche Veränderung der Farbe des Tieres herbeiführen. Die Färbung der Tiere ist im allgemeinen dunkler als am Tage, und außerdem treten die Zeichnungen, dunkle Flecken und Bänder, deutlicher hervor als bei Tage. Dieses Verhalten wurde an verschiedenen *Platessa*-Arten, *Fundulus*, *Menticirrus nebulosus, Serranus furvus, Prionotus palmipes* und *evolans*, *Salvelinus tontinalis*, *Stenotomus chrysops*, *Monacanthus* konstatiert. Die Beobachtungen erfolgten zwischen Mitternacht und 2 Uhr morgens bei ganz schwachem Gaslicht, das eben nur gestattete, die Zeichnung zu sehen. Plötzliches Aufdrehen eines Gashahnes bewirkt Uebergang zur Tagfarbe. Die dunkle Färbung zur Nachtzeit wird als Schutzfärbung angesehen.

Vor allem scheint es nicht sicher, ob die Tiere überhaupt schliefen; bei *Salvelinus* ist der Autor selbst nicht sicher, ob die beobachteten Tiere schliefen, ich möchte diesen Zweifel auf alle untersuchten Tiere ausdehnen. Aber selbst wenn die Tiere geschlafen hätten, so muß es doch als ein kühnes Unterfangen angesehen werden, die dunkle Färbung auf den „Schlaf" zu beziehen, anstatt die bekannte Reaktion der Chromatophoren auf die Dunkelheit zur Erklärung heranzuziehen. Es scheint dies wohl am naheliegendsten. Andererseits wäre noch zu erwägen, ob bei diesen Fischen ein periodischer Tag- und Nachtfarbenwechsel vorhanden wäre wie bei Crustaceen. Doch müßte das erst durch besondere Experimente festgestellt werden. VERRILLS Versuche sind aber nach jeder Richtung hin unzulänglich.

2. Einfluß der Ernährung auf die Färbung.

Der Einfluß der Ernährung auf die Färbung der Fische ist nur wenig untersucht. Die ersten Angaben von KNAUTHE (51, 54) lauten dahin, daß in nahrungsarmen Tümpeln Melanismus auftritt, der bei folgenden Arten beobachtet wurde: *Leucaspius delineatus*, *Gobio fluviatilis*, *Cyprinus carpio*, *Carassius carassius*, *Nemachilus barbatula*, *Esox lucius*. Ohne irgendwelche zwingende Beweise behauptet KNAUTHE, das schwarze Pigment sei durch den Hunger entstanden. Gegenüber diesen nicht stichhaltigen Beobachtungen KNAUTHES ist aber zu bemerken, daß nach MAYERHOFERS (70) Beobachtungen hungernde Hechte immer blaß sind. Auch ŠEĆEROV (96) gibt an, daß stark ernährte Tiere eine dunklere Färbung besitzen als hungernde oder schlecht ernährte Tiere. Aus dieser Beobachtung folgert ŠEĆEROV, daß die dunklere Färbung der gut genährten Tiere „nur durch eine Zunahme von schwarzem Pigment entstehen konnte, weil die sonstigen Versuchsbedingungen bei genährten und hungernden Tieren gleich waren, und durch den Untergrund und die Belichtung kein Grund zur Expansion der Chromatophoren gegeben war". Vor allem übersieht ŠEĆEROV einen sehr wichtigen

Faktor; es ist ja in seinen Versuchen gar nicht festgestellt worden, ob bei den dunkleren Tieren wirklich eine Pigmentvermehrung vorhanden war, die über die Norm hinausgeht, ob nicht bei den hungernden Tieren, die heller gefärbt waren, eine Pigmentabnahme, eine Atrophie der Pigmentzellen vorhanden war. Das ist ein wesentlicher Unterschied, denn eine vermehrte Pigmentbildung und eine Pigmentatrophie sind biologisch ganz verschiedene Prozesse, und ein Vorhandensein einer Pigmentatrophie im Hungerzustand gestattet keinen Schluß auf eine Pigmenthypertrophie bei guter Ernährung. Eine solche Pigmentatrophie beim hungernden Tier ist aber viel wahrscheinlicher, zumal Ogneff (75) durch histologische Untersuchung der Chromatophoren hungernder Axolotl und Goldfische eine Degeneration und Zerstörung der Chromatophoren, sowie eine Pigmentatrophie nachgewiesen hat. Außerdem begeht Šećerov auch einen Fehler, insofern er annimmt, daß wegen der Gleichheit der Belichtungsbedingungen ein Grund zur Expansion der Chromatophoren bei den gut genährten Tieren nicht vorhanden war. Er mußte vielmehr beweisen, daß die blassen hungernden Tiere ihre Chromatophoren nicht retrahiert hatten; denn es ist bekannt, daß mangelhafte Ernährung die Reizbarkeit des Nervensystems steigert, und außerdem sind die Chromatophoren ständig tonisch erregt, und dieser Tonus wird sicher durch den Zustand der Erregbarkeit des Nervensystems verändert. Also auch die Annahme Šećerovs, daß zur Expansion kein Grund vorlag, ist hinfällig. Šećerov hätte sich namentlich den Einwand der Pigmentatrophie selbst machen müssen, da er beschreibt, daß bei der mikroskopischen Beobachtung der Haut hungernder Tiere das gelbe Pigment vermindert war, und auch die rote Farbe verschwindet. Diese Beobachtungen scheinen nicht sonderbar, wenn man bedenkt, daß im gelben und roten Pigment fettartige Körper enthalten sind, welche beim Hungern ähnlich wie andere Reservestoffe des Organismus, z. B. das Glykogen, verbrannt werden, so daß diese Lipochrome unter Umständen als Reservestoffe für die Ernährung angesehen werden können und vielleicht im normalen Stoffwechsel bereits eine ähnliche Rolle spielen.

Obgleich systematische Versuche, welche darauf hinzielen, durch Veränderung der chemischen Beschaffenheit des Futters eine Umfärbung der Fische zu erzielen, mir nicht bekannt geworden sind, so scheint doch eine Beobachtung von Schneider (92), wenn sie sich bestätigen sollte, darauf hinzuweisen. Krebse fressende Barsche aus dem See Lamen zeigen eine auffallend rote Färbung. Das Crustaceorubin lagert sich im Körper von *Perca fluviatilis* an denselben Stellen ab, wo normalerweise schon ein rotes Pigment vorkommt, so in den Flossen der Ventralseite und bei reichlicher Zufuhr von rotem Lipochrom in den an die ventralen Flossen angrenzenden Teilen der Bauchhaut. Neue exakte Versuchsreihen nach dieser Richtung hin sind daher dringend erwünscht. Insbesondere wäre zu untersuchen, ob nach fett- oder lipochromreichem Futter eine entsprechende Vermehrung der Lipochrome möglich ist.

3. Einfluß der Temperatur auf die Färbung.

Viel eingehender sind die Einflüsse der Temperatur auf die Fischfärbung untersucht worden. Schon v. Siebold (101)

führt aus, daß das Abblassen dunkler Fische in der Gefangenschaft wahrscheinlich im Wasserwechsel, namentlich im Temperaturwechsel des Wassers seinen Grund habe, wodurch die Chromatophoren zur Retraktion veranlaßt werden. Diese Argumentation des berühmten Ichthyologen kann natürlich nicht als irgendwie beweisend angesehen werden, da ja die Gefangenschaft so viele Lebensbedingungen auf das schwerwiegendste verändert, daß es unmöglich ist, einem Faktor eine maßgebende Rolle zuerkennen zu wollen. Auch KNAUTHES (53) Versuche über den Einfluß der Kälte auf die Fischfärbung sind nicht imstande, uns ein richtiges Bild von dem Einfluß der Kälte auf die Chromatophoren zu vermitteln, weil bei diesen Versuchen nicht die Kälte als einzig maßgebender Faktor wirksam ist. KNAUTHE fand, daß bei einer großen Anzahl zählebiger Fische (*Cyprinus carpio*, *Carassius vulgaris*, *Tinca vulgaris*, *Tinca aurata*, *Rhodeus amarus*, *Gobio fluviatilis*, *Misgurnus fossilis*, *Leucaspius delineatus*, *Leuciscus phoxinus*, *Nemachilus barbatula*) nach dem Erstarren der auf Eis gelegten Tiere oder bei Erstarren nach starker Abkühlung eine starke Expansion der Chromatophoren eintritt. „Die Tiere legen hierbei das hochzeitliche Gewand an." Auf Begießen der erstarrten Tiere mit kalter (— 0,5 °) Mistjauche tritt bei den meisten Tieren Retraktion der Chromatophoren ein. Nach dem Abtauen bleiben die Chromatophoren von *Phoxinus* und *Cobitis* noch 1 Stunde reaktionslos expandiert, kontrahieren sich dann aber plötzlich, wobei „seelische" Einflüsse im Spiel sein sollen, während bei *Perca*, *Cyprinus*, *Tinca* und *Rhodeus* sofort mit dem Auftreten der ersten Lebenszeichen Erblassen eintritt.

Ferner hat LEYDIG (64) beobachtet, daß die Chromatophoren, welche die Leuchtflecke der Ellritze umsäumen, sich in der Wärme retrahieren, so daß ein deutliches Leuchten zu beobachten war, während bei kühler Witterung infolge der Expansion dieser Chromatophoren, „welche die Flitterchen" bedecken, kein Leuchten zu beobachten ist. Auch MAYERHOFER (70) gibt an, daß starke momentane Temperaturdifferenzen auf die Chromatophoren reizend wirken, denn Hechte, die aus Wasser von 11 ° in solches von 30 ° oder umgekehrt übertragen werden, zeigen Erblassen, welches nur so lange dauert, bis der Fisch sich an die Temperatur gewöhnt hat, dann tritt wieder die normale Färbung auf. Diese Versuche MAYERHOFERS sind durch die mechanische Reizung der Tiere beim Fangen und Uebertragen von einem Bassin ins andere kompliziert und beweisen absolut nichts für eine Temperatureinwirkung, denn die Retraktion der Chromatophoren ist ebensogut durch die mechanische Alteration der Tiere zu erklären, ebenso das Auftreten der normalen Färbung nach der Beruhigung der Tiere.

Nicht nur der Expansionszustand der Chromatophoren, sondern auch die Bildung des Pigmentes wird nach MAYERHOFER durch die Temperatur beeinflußt. Bei geblendeten Hechten trat das Pigment in der Bauchhaut während des Sommers schneller auf als im Winter. Im Sommer beginnt die Pigmentation schon nach 3 Wochen und nach 6 Wochen ist die vollständige Ausfärbung eingetreten. Im Winter, wo sich die Tiere in einem geheizten Raume befanden, beginnt die Pigmentierung erst nach 5—6 Wochen. Im fließenden Wasser von 5—6 ° bleibt die Bildung des Pigmentes aus bis zum Beginn der wärmeren Jahreszeit. Sehende Kontrolltiere zeigten keine Pigmentierung der Bauchseite unter diesen Verhältnissen. Schon das

Verhalten der sehenden Kontrolltiere hätte Mayerhofer darauf hinweisen müssen, daß die Temperatur in seinen Versuchen keine entscheidende Rolle für die Pigmentbildung spielen kann. Außerdem sind selbst bei blinden Tieren die Temperaturen nicht die maßgebenden und allein wirkenden Faktoren, denn die Laichzeit des Hechtes mit ihrer gesteigerten Pigmentation fällt in die Monate März bis Mai, also in den Beginn der wärmeren Jahreszeit. Ferner gibt Mayerhofer ja selbst an, daß die Tiere sich in einem während des Winters geheizten Raume befanden.

Auch die Angabe von Franz (29), daß bei Fischlarven, welche infolge großer Wärme abgestorben sind, eine maximale Retraktion des Pigmentes eingetreten ist, kann unmöglich als ein Einfluß der Wärme angesehen werden.

Die ersten brauchbaren Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die Fischchromatophoren verdanken wir den Arbeiten von v. Frisch (31, 32, 34). Bei *Phoxinus* tritt die postmortale Aufhellung in der Wärme schneller ein und dauert weniger lange als bei niederer Temperatur. Bei getöteten Tieren, denen das ganze Zentralnervensystem zerstört wurde, werden die Chromatophoren stark expandiert und bleiben es bis zum Eintritt der Anämieaufhellung (s. später). Wenn man an einem solchen dunklen Tier an jeder Seite eine Glasplatte anlegt und über die eine Seite 30–35° warmes Wasser, über die andere 14° warmes Wasser fließen läßt, so tritt auf der erwärmten Seite binnen 25 Minuten eine starke Aufhellung ein, während auf der kalten Seite die Aufhellung erst nach 50 Minuten beginnt und nach $1\frac{1}{2}$ Stunden dieselbe Stärke erreicht wie auf der erwärmten Seite. v. Frisch erblickt in der Aufhellung aber keine direkte Einwirkung der Wärme auf die Chromatophoren, sondern es handelt sich um eine Anämieaufhellung infolge Sauerstoffmangels unter den Glasplatten, welche auf der erwärmten Seite eher zustande kommt, als auf der niedriger temperierten. Wurde aber der Versuch an einem lebenden Fisch, der künstlich beatmet wurde, ausgeführt, dann trat eine dunkle Färbung auf der erwärmten Seite (35°) und eine Aufhellung auf der abgekühlten (5°) Seite ein. Diese Reaktion tritt schon nach wenigen Sekunden ein und bleibt während der ganzen Dauer des Versuches bestehen; ferner kann man durch scharfe Abgrenzung der Temperatureinflüsse ganz lokale Wirkungen erzielen. Daß es sich nicht um Wirkungen handelt, die durch Einwirkung der Temperatur auf das Gefäßsystem vermittelt sind, geht daraus hervor, daß die gleichen Resultate erhalten werden an Fischen, bei denen nach Durchtrennung der großen Gefäße der Blutkreislauf zum Stillstand gekommen ist. Auch das Rückenmark ist an dem Zustandekommen der Wärmeverdunklung nicht beteiligt, denn sie tritt auch nach Zerstörung der Rückenmarkes ein. Wenn man bei Tieren durch Sympathicusdurchschneidung eine maximale Expansion der Chromatophoren erzielt hat und dann eine Seite in der beschriebenen Weise mit Wasser von 3–5° berieselt, so tritt auf dieser Seite Aufhellung ein, aber der Versuch gelingt nicht immer, auch warmes Wasser wirkt 6 Stunden nach der Sympathicusdurchschneidung schwach aufhellend. v. Frisch hält die Verdunklung nach Wärmeeinwirkung und Aufhellung nach Kälteeinwirkung möglicherweise für einen Reflex, der durch das autonome Nervensystem vermittelt wird, aber man kann ebensogut an-

nehmen, daß es sich um direkte Einwirkungen der Temperatur auf die Chromatophoren selbst handle. Denn v. FRISCH hat keinen experimentellen Beleg dafür erbracht, daß das autonome Nervensystem bei den Temperaturwirkungen auf die Chromatophoren beteiligt ist.

Auch bei plötzlicher Uebertragung der normalen Pfrillen aus Wasser von 15° in solches von 25° tritt Verdunkelung der Tiere auf, während sie beim Uebergang in kaltes Wasser hell werden. Aber auch hier kommt die umgekehrte Reaktion vor, oder es tritt nur ein undeutlicher Effekt ein. In diesen Versuchen, wo natürlich reflektorische und Hemmungseinflüsse verschiedenster Art im Spiel sein können, kann man natürlich nicht von einer direkten Wirkung der Temperaturreize auf die Chromatophoren sprechen. Ferner hat v. FRISCH beobachtet, daß eine allmähliche Veränderung der Wassertemperatur niemals erhebliche Farbenänderung hervorruft. Aus allen seinen Versuchen zieht v. FRISCH (32) den Schluß, daß im normalen Leben die Wassertemperatur für die Fischfärbung ziemlich belanglos sein dürfte. In einer späteren Arbeit hat v. FRISCH (34) die Versuche über die lokale Wärmeeinwirkung bei künstlich ventilierten Fischen an *Crenilabrus pavo*, sowie an *Trigla* wiederholt und gefunden, daß die roten und gelben Chromatophoren ebenso wie die schwarzen in der Wärme expandieren und in der Kälte sich retrahieren.

4. Einfluß des Blutkreislaufes; Wirkung von Sauerstoff und Kohlendioxyd.

Die Beeinflussung der Fischfärbung durch den Blutkreislauf wurde zuerst von POUCHET (80) untersucht, der angab, nach Durchschneidung der Arteria submaxillaris, sowie nach Unterbrechung des Blutstromes keine Veränderung der Hautfärbung des Unterkiefers beobachtet zu haben. Aber die Untersuchungen von v. FRISCH (31) haben ergeben, daß die Anämie eine sehr starke Aufhellung zur Folge hat. Wurde bei *Phoxinus* das Rückenmark hinter der Rückenflosse durchschnitten, so tritt zuerst eine Verdunklung des Schwanzteiles auf, die am nächsten Tage einer vollständigen Aufhellung Platz macht. Am darauffolgende Tage tritt eine neuerliche Verdunklung ein. Die Aufhellung am 2. Tage war durch die Anämie hervorgerufen worden, denn in allen Fällen, wo die weiße Färbung eintrat, war die Blutzirkulation im Schwanzteil unterbrochen. Da nach Sympathicusdurchschneidung eine dauernde Dunkelfärbung eintritt, zeigte es sich, daß der Kreislauf im Schwanzteil nicht vollkommen unterbrochen war. Die sehr intensive Anämieaufhellung tritt auch am toten Tier ein, und ihr folgt, wie beim lebenden Tier, eine Expansion der Chromatophoren beim Absterben, wobei die expandierten Chromatophoren dann nicht mehr reizbar sind. Während die der Anämieaufhellung folgende Verdunklung bei der toten Forelle sehr deutlich ist, erscheint sie bei der Ellritze kaum angedeutet, so daß tote Pfrillen hell bleiben. Der Zeitpunkt des Eintretens der Anämieaufhellung wird von der Temperatur sehr wesentlich beeinflußt, denn im Winter tritt sie bei Zimmertemperatur erst nach 8—10 Stunden ein, während sie an warmen Sommertagen bereits nach 2—3 Stunden vorhanden ist. Das Analoge tritt auch hervor beim Einlegen frisch getöteter Forellen in Eiswasser oder in 20° warmes Wasser. v. FRISCH

nimmt an, daß bei der Anämieaufhellung der Sauerstoffmangel den Reiz bildet.

Diese von v. Frisch beobachtete Anämieaufhellung und die darauf folgende Expansion der nachher reaktionslos gewordenen Chromatophoren erinnert ganz an den Eintritt der Totenstarre der Muskeln welche nach den Untersuchungen von Fuchs (37) ebenfalls durch die Anämie wesentlich beschleunigt wird, so daß ich diese Anämieaufhellung als einen der Totenstarre analogen Prozeß bei den Chromatophoren ansehen muß. Denn dafür spricht nicht nur der zeitliche Verlauf der Anämieaufhellung und dessen Beeinflussung durch die Temperatur, sondern auch die der Retraktion folgende Expansion, während der die Chromatophoren ihre Erregbarkeit für immer verloren haben. Offenbar ist das Protoplasma nach der Lösung der Totenstarre chemisch verändert worden und hat dadurch seine Erregbarkeit verloren, wie es ja beim Muskel auch der Fall ist. Ich sehe die Anämieaufhellung nur als einen speziellen Fall der Absterbeerscheinungen der Chromatophoren an.

Das Studium der Folgen der Kreislaufstörungen weist bereits darauf hin, daß der Atmung bzw. dem Sauerstoff und der Kohlensäure ein bedeutender Einfluß auf die Färbung der Fische zukommt. Schon sehr frühzeitig werden Farbenveränderungen erwähnt, die beim Liegen der Fische an der Luft auftreten. So berichtet Rathke (82), daß bei *Gobius Melanio* die schwarze Farbe nach dem Tode verschwindet, „wenn man einen solchen Fisch auf einen trockenen Körper gelegt hat, an derjenigen Seite, auf welche er zu liegen gekommen ist. Weniger rasch dagegen verschwindet die Farbe an der nach oben gekehrten und der Luft ausgesetzten Seite.“ Ferner hat P. Bert (zit. nach Pouchet, 80) angegeben, daß *Gasterosteus aculeatus* durch Einwirkung von Sauerstoff im vorderen Körperteil eine lebhafte Färbung annimmt, wie zur Zeit der Geschlechtsperiode. Und Pouchet selbst führt eine Beobachtung als Wirkung des Sauerstoffs an, daß nämlich junge Blennien beim Austauchen aus dem Wasser, in dem sie gehalten wurden, eine dunkelgrüne Farbe annehmen, die sie sofort wieder verlieren, wenn sie unter das Wasser zurücktauchen. Diese Beobachtung Pouchets kann selbstverständlich nicht zu irgendwelchen Schlüssen über die Wirkung des Sauerstoffs verwertet werden. Gelegentliche Beobachtungen über Sauerstoffmangel werden von Mayerhofer (70) und Schöndorff (94) mitgeteilt, von denen der erstere beim Hecht, der letztere bei der Forelle ein Erblassen durch Sauerstoffmangel beobachtet hat. Auch Cunningham und Mac Munn (20) haben bei Stocken der Wasserversorgung ihrer Aquarien an den auf der Unterseite durch Licht künstlich pigmentierten Flundern ein starkes Erblassen der Unterseite gesehen; ferner berichten sie, daß an der Luft gestorbene Flundern ganz schwarz werden; endlich hat Franz (29) beim Ersticken einer Fischlarve im ausgehöhlten Objektträger eine maximale Expansion der Chromatophoren beobachtet. Aber alle diese Versuche gestatten uns kein Urteil darüber zu fällen, wo der Angriffspunkt des Sauerstoffmangels liegt, und ob der Sauerstoff überhaupt auf die Chromatophoren eine direkte Wirkung auszuüben vermag, da alle beobachteten Farbenveränderungen hinlänglich erklärt werden können durch die Einwirkungen auf das koloratorische Nervensystem.

Erst v. FRISCH (31, 34) gebührt das unbestrittene Verdienst, systematische Versuche über die Einwirkung des Sauerstoffs auf die Chromatophoren angestellt zu haben. Auch v. FRISCH hatte beobachtet, daß tote Pfrillen an jenen Hautstellen, die mit der Luft in Berührung waren, dunkle Färbung zeigten, während der übrige Körper bereits die Anämieaufhellung erkennen ließ; ferner zeigte sich, daß die Anämieaufhellung in warmem Wasser früher eintritt als in kaltem, was v. FRISCH auf den geringen Sauerstoffgehalt zurückführt. Diese und andere Umstände führten v. FRISCH dazu, im Sauerstoffmangel den ursächlichen Faktor der Anämieaufhellung zu erblicken. Zur Stütze für diese Anschauung führt v. FRISCH folgenden Versuch an. Je drei getötete Pfrillen werden in drei Behälter gebracht, von denen der eine offen an der Luft steht, durch den zweiten wird ein Sauerstoffstrom geleitet, durch den dritten ein Stickstoffstrom. Die vom Absterben des Rückenmarkes ausgehende Aufhellung stellt sich in allen drei Behältern gleichzeitig, etwa nach $^1/_2$ Stunde ein. Bei den Tieren im gewöhnlichen Wasser und im Bassin mit Sauerstoffdurchlüftung tritt nach etwa 20 Minuten Verdunklung ein, dagegen zeigen die Tiere in der Stickstoffatmosphäre keine Verdunklung, sondern direkten Uebergang in die Anämieaufhellung. Die Anämieaufhellung trat bei den Tieren im gewöhnlichen Wasser nach $3^1/_4$—6 Stunden ein und bei den unter Sauerstoffdurchlüftung gehaltenen erst nach $6-7^1/_2$ Stunden. Also wirkt der Sauerstoffmangel aufhellend. Die gleichen Ergebnissen erhält man auch, wenn man den Sauerstoffzutritt lokalisiert aufhebt durch Bedecken umschriebener Hautstellen mit paraffiniertem Papier, während unter einem luftdurchlässigen Papier Dunkelung eintritt, wodurch bewiesen wird, daß der Druck für das Zustandekommen der Aufhellung nicht verantwortlich gemacht werden kann, wie v. FRISCH auch durch eine Reihe anderer Experimente nachweist. Uebrigens haben lange vor v. FRISCH und HOFMANN (s. Cephalopoden) den gleichen Versuch bereits CUNNINGHAM und MAC MUNN (20) angestellt, indem sie Hautstücke von Flachfischen mit Deckgläschen bedeckten. Unter dem Deckglas trat Aufhellung ein, während die übrige Haut dunkel war. Die Autoren glaubten aber, es handle sich um eine Druckwirkung. Diese lokalen Effekte des Sauerstoffmangels könnten entweder durch direkte Wirkung auf die Chromatophoren oder indirekte vom Nervensystem (periphere Ganglien- oder Nervennetze) hervorgerufen worden sein. v. FRISCH nimmt nun an, daß es sich um eine direkte Einwirkung des Sauerstoffmangels auf die Chromatophoren ohne Vermittlung des Nervensystems handelt, weil HOFMANN bei Cephalopoden (s. diese) gefunden hatte, daß Sauerstoffzufuhr Expansion der Chromatophoren bedingt. Da nun Nervenreizung bei Cephalopoden Dunkelung (Expansion), bei Wirbeltieren aber Aufhellung (Retraktion) zur Folge hat, so müßte nach v. FRISCH, falls Nervenreizung bei der Wirkung des Sauerstoffmangels im Spiele wäre, „die Wirkung bei Cephalopoden und Wirbeltieren eine entgegengesetzte sein. Daß sie tatsächlich dieselbe ist, kann man wohl als Beweis dafür ansehen, daß nicht nur das zentrale sondern auch das periphere Nervensystem an dem Effekt unbeteiligt ist."

Dieser auf den ersten Blick sehr bestechend erscheinenden Ueberlegung von v. FRISCH kann ich mich aber nicht anschließen. Denn die nach Sauerstoffmangel bei Cephalopoden und Fischen zu beob-

achtende helle Färbung ist eben nicht dasselbe, ebensowenig die bei Sauerstoffzutritt eintretende dunkle Färbung dasselbe bedeutet. Daß v. Frisch diese äußerlich gleichen Effekte bei beiden Tierklassen miteinander identifizierte, ist ein großer Irrtum. Denn die Dunkelung (Expansion) ist bei Cephalopoden der aktive Zustand der Chromatophore, während er bei Fischen der Ruhe der Zelle entspricht. Wenn eine Identität der Wirkung des Sauerstoffmangels bei Cephalopoden und Fischen bestände, dann müßte entsprechend der Aufhellung bei Fischen bei den Cephalopoden eine Verdunklung eintreten, was aber nicht der Fall ist. Wollten wir die oben angeführte Annahme v. Frischs über die direkte Wirkung des Sauerstoffmangels aufrecht erhalten, dann bleibt uns nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß er auf die Fischchromatophoren erregend, auf die Cephalopodenchromatophoren lähmend, bzw. nicht erregend wirke. Der Annahme, daß ein und derselbe chemische Körper bei verschiedenen Tierklassen verschieden wirkt, steht nichts im Wege, da ja viele Versuche uns ein solches Verhalten gezeigt haben und auch aus den Versuchen von Fuchs (38) hervorgeht, daß z. B. Curare bei *Rana fusca* verdunkelnd, bei *Rana esculenta* aufhellend wirkt. Es würde die von v. Frisch angenommene erregende Wirkung des Sauerstoffmangels mit den Ergebnissen von Rosenthal (85) und anderen Autoren gut übereinstimmen, aber daraus kann noch nicht auf eine periphere direkte Wirkung auf die Chromatophoren geschlossen werden, denn es könnte sich ebensogut um eine Wirkung auf die Nervenendigungen handeln. Ich halte es auch nicht für richtig, die Ergebnisse der Nervenreizung bei Cephalopoden und Fischen direkt in eine Parallele zu stellen, denn bei den gewöhnlichen elektrischen Reizungen sehen wir allerdings den erregenden Einfluß auf die Chromatophoren, aber trotzdem existieren auch hemmende Einflüsse von Seiten des Nervensystems, wie ja von Fuchs gerade bei Cephalopoden (s. diese) die hemmenden Zentren und Fasern erst am absterbenden Tier sicher nachgewiesen werden konnten.

Die an *Phoxinus* erhaltenen Resultate über die aufhellende Wirkung des Sauerstoffmangels hat v. Frisch (34) durch seine Untersuchungen an *Crenilabrus* und *Trigla* weiter vervollständigt, wobei sich eine vollkommene Uebereinstimmung der farbigen, roten und gelben Chromatophoren mit den schwarzen ergab, indem sich auch die farbigen Chromatophoren bei Sauerstoffmangel retrahieren. Leider liegen über den Einfluß der Kohlensäure auf die Fischchromatophoren keine Beobachtungen vor, so daß es auch nicht möglich ist, zu entscheiden, ob und welchen Einfluß eine Kohlendioxydanhäufung in den Ergebnissen der Versuche v. Frischs gehabt haben könnte. Sicherlich wäre es gänzlich verfehlt, aus den vorliegenden Sauerstoffversuchen irgendwelche Schlüsse auf die Wirkung der Kohlensäure ziehen zu wollen.

5. Koloratorische Wirkung mechanischer und elektrischer Reizung.

Die Wirkung mechanischer Reize auf die Chromatophoren ist schon lange bekannt, denn die älteren Autoren, wie z. B. v. Siebold (101), Heincke (45) haben beobachtet, daß in der Hand festgehaltene Fische, die sich zu befreien streben, einen lebhaften Farbenwechsel

haben, den die Autoren als eine Wirkung des Druckes ansahen. v. Siebold erwähnt ferner, daß Kratzen und Reiben der blassen Haut die Chromatophoren zur Expansion bringe; zu diesen Versuchen eignet sich besonders *Phoxinus laevis,* wo durch Streichen mit einem Messerrücken die roten Chromatophoren am Bauche stark expandieren. Knauthe (53) sah gleichfalls eine Expansion der Chromatophoren nach Reiben der Haut mit einem Messerrücken, dagegen Retraktion, wenn einzelne Stellen einem länger dauernden Druck ausgesetzt waren. Beim Tragen toter Fische in einem Netze treten an den Druckstellen des Netzes vollständig weiße Abdrücke der Maschen des Netzes auf (v. Siebold, 101; Knauthe, 53). Eine entsprechende Beobachtung haben auch Cunningham und Mac Munn (20) beschrieben, indem übereinander liegende Flachfische eine Marmorierung der Oberseite zeigen. Um die Wirkung des Druckes genauer zu analysieren, legten sie auf isolierte Hautstücke Deckgläschen und fanden eine Pigmentretraktion unter den Deckgläschen, während die nicht bedeckten Teile Expansion zeigten. Die Autoren hatten also schon früher die gleichen Versuche wie Hofmann an Cephalopoden und v. Frisch an Fischen angestellt, die den späteren Untersuchern aber unbekannt geblieben waren, nur hatten die englischen Autoren ihren Versuch unrichtig gedeutet, indem sie die Wirkung des Sauerstoffmangels ganz außer acht ließen. Auch Mayerhofer (70) beschreibt, daß mechanische Reize (Einfangen der Hechte) eine Aufhellung hervorbringe, und daß geblendete Tiere stärker reagieren als sehende. Bei allen diesen Versuchen kann man aber nicht entscheiden, ob die mechanische Einwirkung eine direkte auf die Chromatophoren ist oder reflektorisch unter Vermittlung des Zentralnervensystems ausgelöst wird. Denn selbst die strengste Lokalisation der Druckeffekte am intakten Tier spricht nicht gegen die Reflexnatur, da der Reflex bei schwachen Reizen auf die Reizstelle beschränkt bleiben kann. Auch hier hat v. Frisch (31, 34) systematische Versuche angestellt, aus denen sich ergibt, daß bei den meisten als Druckwirkung beschriebenen Aufhellungen der Fischhaut es sich um eine Wirkung des Sauerstoffmangels handelt. v. Frisch glaubt, daß der Druck nur reflektorisch wirkt und dann eine Retraktion des Pigmentes, also Aufhellung, hervorruft. Die Beobachtungen von v. Siebold (101), Knauthe (53) u. a., daß Reiben mit dem Messer eine Verdunkelung hervorruft, erklärt v. Frisch als eine direkte grob mechanische Verteilung des Pigmentes, die nichts mit der vitalen Reaktion der Zelle zu tun hat. Sowohl bei toten Pfrillen während des Stadiums der Anämieaufhellung als auch bei lebenden Tieren kann durch leichtes Streichen mit einer Nadel eine rasch eintretende und lange anhaltende Dunkelung der berührten Hautpartie hervorgerufen werden. Bei der mikroskopischen oder Lupenuntersuchung findet man einen schmalen hellen Strich, der von dunklen Pigmentanhäufungen beiderseits eingesäumt wird. Zum Teil ist diese Pigmentverschiebung innerhalb der Zelle erfolgt, „zum Teil aber sind die Pigmentkörnchen diffus zerstreut, offenbar durch Platzen von Zellen oder ihrer Fortsätze aus ihnen frei geworden“. Wieso beim „leichten“ Streichen solche Zerstörungen der Zellen selbst am lebenden Objekt zustande kommen sollen, erscheint mir sehr rätselhaft, denn sonst müßte ja bei freilebenden Fischen ein ungewöhnlich großer Zerfall von Pigmentzellen in der Haut stattfinden, was sicherlich allen Autoren, die Fischhäute mikroskopisch

untersucht haben, aufgefallen wäre. Aber niemals ist davon in den zahlreichen Arbeiten, die ich gelesen habe, die Rede gewesen. Entweder hat das „leichte“ Streichen unter ziemlichem Druck stattgefunden, oder es sind durch Schnittwirkung der scharfen Nadel die Zellen lädiert worden, oder es waren Zufälligkeiten, die eine leichte Verletzbarkeit der Zellen bedingten. Denn daß diese Beobachtungen an der Pfrille keinen Anspruch auf allgemeine Geltung erheben können, geht aus Versuchen hervor, welche v. Frisch selbst (34) später an *Crenilabrus* und *Trigla* angestellt hat, denn hier wird bei *Trigla lineata* folgender Versuch beschrieben: „Ja, es genügt ein einmaliges leichtes Hinstreichen über die Haut mit einer Nadelspitze, um nach 10—15 Sekunden die roten Pigmentzellen daselbst zu vollständiger Kontraktion zu bringen, die gereizte Stelle erscheint dann weiß; wenige Sekunden später ist sie wieder so rot wie zuvor. Auch hier kann ich nicht entscheiden, ob es sich um eine direkte Erregung der Pigmentzellen oder um eine Erregung der Hautnerven handelt.“

Auch Gamble (41) hat bereits vor v. Frisch beobachtet, daß bei *Crenilabrus melops* bei Berühren ein Auftreten und Verschwinden von dunklen Streifen stattfindet.

Aus allen Beobachtungen geht unstreitig hervor, daß einwandfreie Beobachtungen über die direkte mechanische Reizbarkeit der Fischchromatophoren nicht vorliegen. Wir wollen die Ausführungen über die mechanische Reizbarkeit der Chromatophoren nicht abschließen, ohne eine Beobachtung van Rynberks (91) anzuführen, welche zeigt, daß mechanische Reizungen einen großen Einfluß auf den Farbenwechsel der freilebenden Fische ausüben. *Pleuronectes maximus* zeigt auf Sandgrund eine vollkommene Uebereinstimmung seiner Farbe mit der des Grundes. Wenn aber der Sand mit einer Glasplatte überdeckt war, wodurch die Farbe des Grundes nicht geändert wurde, so ergab sich eine andere Färbung des Tieres, woraus in Uebereinstimmung mit den Versuchen von Biedermann (8) und Fuchs (38) an Fröschen, sowie Steinachs Versuchen an Cephalopoden (siehe diese) hervorgeht, daß auch bei Fischen die Farbenanpassung des Tieres durch die von der Haut vermittelten Tastempfindungen mitbestimmt ist, wobei es sich wohl wahrscheinlich auch um durch das Zentralnervensystem vermittelte Reflexe handeln dürfte.

Elektrische Reizversuche zum Zwecke der Farbenveränderung sind vielfach angestellt worden, wobei entweder unverletzte Tiere oder abgeschnittene Stücke (Lode, 68) direkt gereizt worden sind. Die elektrische Reizung einzelner Nerven oder einzelner Abschnitte des Zentralnervensystems wird an späteren Stellen behandelt werden. Alle Autoren (Buchholz, 14; Pouchet, 80; Lode, 68; van Rynberk, 89; Mayerhofer, 70; v. Frisch, 34), welche elektrische Reizversuche an der Haut angestellt haben, stimmen darin überein, daß dabei eine Ballung des Pigmentes zu beobachten ist, die von Lode an abgeschnittenen Flossen unter dem Mikroskop direkt beobachtet worden ist. Nur Pouchet (80) fügt seiner Beschreibung hinzu, daß die elektrische Reizung der Chromatophoren nicht immer sichere Resultate ergab, so erwies sie sich z. B. bei einem jungen *Rhombus* erfolglos. Da aber keine genauen Angaben über die Versuchsanordnung vorliegen, so kann die Ursache des Ausbleibens der sonst ganz gesetzmäßig eintretenden Reaktion nicht ermittelt werden. Die Pigment-

reaktion erfolgt bei direkter elektrischer Hautreizung ziemlich rasch, bei der Forelle nach etwa 1/2—1 Minute (Lode, 68), beim Hecht nach 20—30 Sekunden (Mayerhofer, 70), je nach der Stärke des Stromes. Daß auch die farbigen Zellen bei elektrischer Reizung reagieren, wurde bereits von Lode (68) an der Forelle gesehen, nur waren dazu langdauernde Reizungen mit starken Strömen erforderlich, die einen Zerfall der Zellen herbeizuführen scheinen. Diese Angaben Lodes dürfen keineswegs Anspruch auf allgemeine Gültigkeit erheben, denn bei *Trigla corax* reagieren die farbigen Chromatophoren schon 5—10 Sekunden nach der Reizung, während bei *Crenilabrus pavo* die farbigen Zellen langsamer reagieren als die Melanophoren, welche schon nach 5 Sekunden Retraktion zeigen, während die roten erst nach 15—30 Sekunden und die gelben erst nach 1—2 Minuten eine ausgesprochene Reaktion erkennen lassen.

Aus all den angestellten elektrischen Reizversuchen kann man keinen Schluß auf die direkte elektrische Reizbarkeit der Chromatophoren ziehen, da eine Ausschaltung der Nerveneinflüsse nicht erfolgt ist, also alle Reizerfolge als indirekt durch Nervenreizung hervorgebracht gedeutet werden könnten. Allerdings nimmt Lode (68) auf Grund von Versuchen mit Kurarevergiftung (siehe daselbst) eine direkte elektrische Reizbarkeit der Chromatophoren an.

6. Koloratorische Wirkung chemischer Substanzen.

Ueber den Einfluß von Giften, Alkaloiden auf die Fischfärbung liegen nur wenige Angaben vor. Die erste Angabe stammt aus dem Jahre 1634 von Redi (zit. nach van Rynberk, 90), wonach die mit Tabaköl vergifteten sterbenden Aale weißlich werden. Erst Pouchet (78, 80) hat die Wirkung verschiedener Alkaloide untersucht. Seine Angaben über die Wirkung des Kurare lauten aber widersprechend, indem er einmal erwähnt, daß Einbringen von Kurare unter die Haut von *Rhombus* eine vollständige Verdunkelung des Tieres bewirkt und zugleich die Reaktion des Tieres auf hellen oder dunklen Grund aufhebt, während an einer anderen Stelle derselben Arbeit (80) erwähnt wird, daß Kurare die Färbung nicht zu ändern scheint. Demgegenüber steht aber die Angabe von Lode (68), daß subkutane Injektion von Kurare (gelöst in Wasser mit Glyzerinzusatz) eine dunkle Färbung der Forelle herbeiführt, selbst an der Bauchseite treten dunkle Punkte auf. Ferner hat Lode an Forellen, bei denen durch Kompression in der Mitte die Zirkulation im hinteren Teil des Körpers aufgehoben war, beobachtet, daß Kurare nur auf den vorderen Teil wirkte, wo die Zirkulation erhalten war, während der hintere Teil blaß wurde. Dieser Versuch ist aber nicht beweisend, weil Lode die Anämieaufhellung des hinteren Körperteiles ganz außer acht gelassen hat. Endlich fand Lode, daß bei kuraresierten Tieren elektrische Reizung des Rückenmarkes keine Aufhellung herbeiführte, während direkte Hautreizung noch wirksam war, so daß er annimmt, das Kurare wirke auf die Nervenendigungen der Chromatophoren, während die Pigmentzellen ihre direkte elektrische Reizbarkeit nicht verloren haben.

Morphin, Chinin und Santonin zeigen nach Pouchet (80) keine sichere koloratorische Wirkung, dagegen soll Strychnin bei *Gobius niger* die Farbenreaktion auf den Untergrund wesentlich beschleunigen.

Das Chloralhydrat soll nach v. Frisch (31) eine direkte lähmende Wirkung auf die Chromatophoren der Pfrille und Karausche ausüben, während eine 5-proz. Kokainlösung lokal die Chromatophoren lähmt, dagegen nach Injektion in die Bauchhöhle eine Ballung der Pigmentzellen hervorruft, die nach Sympathicusdurchschneidung einer maximalen Verdunkelung Platz macht. Die aufhellende Wirkung des Kokains ist demnach vom Zentralnervensystem bedingt.

Endlich hat Golovine (43) beobachtet, daß Injektion von Diphtherietoxin beim Barsch und Hecht eine fast augenblickliche Retraktion der Chromatophoren hervorruft, die er ohne stichhaltige Beweise für rein lokal bedingt hält, d. h. für eine direkte Einwirkung auf die Zellen selbst. Er hält auch die postmortale Aufhellung der Fische für eine Toxinwirkung, eine Anschauung, die nur dadurch möglich ist, daß Golovine von der Anämieaufhellung sowie vom Einfluß des Nervensystems auf die Chromatophoren keine Kenntnis besitzt.

7. Postmortale Reaktionen der Chromatophoren.

Auch Krankheiten der Fische scheinen mehrfach Farbenveränderungen hervorzurufen, so geben Pouchet (80), Schöndorff (94) und Mayerhofer (70) an, daß kranke Fische erblassen, dagegen hat v. Frisch (31) bei kranken Forellen und Kaulbarschen, die nur matt umherschwammen, eine tiefdunkle Färbung gesehen, während kranke Fische, die Erregungszustände aufweisen, hell sind.

Viel umfangreicher sind die Beobachtungen über jene Farbenveränderungen, welche die Fische beim Absterben zeigen, die bereits von Plinius (zit. nach Leydig, 66) zuerst erwähnt werden. Das intensive Farbenspiel absterbender Fische wurde beschrieben bei *Gasterosteus* (O., 74) sowie *Rhodeus amarus* (Leydig, 64), bei welch letzterem Fisch auch die Iridocyten durch Kontraktion ihres Plasmas eine Verstärkung des Metallglanzes hervorbringen. Die meisten Autoren (Rathke, 82; Siebold, 101; Leydig, 63; Möbius, 71; de Vescovi, 110; Schöndorff, 94; Franz, 29, 30) beschreiben eine Aufhellung der Farbe nach dem Tode der Fische, wobei einzelne Autoren noch besonders hervorheben, daß auch nach dem Tode der Fische die Chromatophoren noch längere Zeit reagieren. Pouchet (80) hatte bei verschiedenen Tieren bald Expansion, bald Retraktion des Pigmentes beim Absterben gesehen. Dagegen hat Mayerhofer (70) an frisch abgezogenen Hautstücken des Hechtes eine stark dunkelgrüne Färbung beobachtet, die er als Absterbereaktion erklärt. Auch Cunningham und Mac Munn (20) sowie van Rynberk (89) beschreiben bei verschiedenen Flachfischen ein Dunkelwerden nach dem Tode. Diese Widersprüche erklären sich aber höchst einfach, indem die verschiedenen Autoren ihre toten Fische unter ganz verschiedenen, miteinander gar nicht vergleichbaren Bedingungen beobachteten, indem manche Beobachtungen beim Liegen der Fische an der Luft angestellt waren, andere unter Wasser, noch andere beim Liegen der Tiere übereinander, so daß also der Sauerstoffzutritt und die Druckwirkungen die ausschlaggebenden Momente waren, die aber von den Autoren ganz übersehen wurden. Außerdem kommt noch hinzu, daß in all diesen Beobachtungen keine Angaben über die Zeit gemacht werden, welche zwischen dem Eintritt des Todes und der

Beobachtung verstrichen war, was außerordentlich wichtig ist, wie die folgenden Versuche von v. FRISCH (31) deutlich zeigen.

Bei *Phoxinus* tritt $1/2$ Stunde nach dem Tode eine maximale Aufhellung ein, die etwa 20 Minuten anhält. Die Zeiten variieren aber ziemlich beträchtlich in den verschiedenen Versuchen. Dann wird der Fisch wieder dunkel und bleibt mehrere Stunden so, bis sich eine neuerliche Aufhellung einstellt, die v. FRISCH als eine direkte Wirkung der Anämie auf die Chromatophoren ansieht. Meiner Meinung nach könnte auch hier bereits eine Totenstarreerscheinung an den Chromatophoren vorliegen; zumindest ist diese Deutung nicht ganz von der Hand zu weisen. Die erste, kurze Zeit nach dem Tode eintretende allgemeine Aufhellung ist, wie v. FRISCH gezeigt hat, vom Rückenmark aus bedingt, denn sie bleibt aus, wenn das Rückenmark mit einer Nadel vorher zerstört worden war, oder sie verschwindet sofort, wenn während der Aufhellung das Rückenmark zerstört wird, wodurch das Tier sofort dunkel wird. Diese postmortale Aufhellung ist demnach eine Folge der Erregungsprozesse, die sich während des Absterbens des Rückenmarkes in diesem selbst abspielen. Höhere Temperatur beschleunigt das Eintreten und den Ablauf der postmortalen Aufhellung. Bei frisch getöteten Tieren, die in 20° warmem Wasser gehalten wurden, war die Aufhellung schon nach $1/4$ Stunde eingetreten und hielt 7—20 Minuten an; bei Tieren in 7° warmem Wasser trat die Aufhellung erst uach 1 Stunde ein und blieb auch 1 Stunde bestehen.

Es wurde schon erwähnt, daß GOLOVINE (43) die postmortale Aufhellung der Fische auf eine Toxinwirkung zurückführt, weil Extrakte aus der Haut bereits blaß gewordener Barsche, einem lebenden Tier subkutan injiziert, eine Pigmentretraktion an der Injektionsstelle hervorrufen. Offenbar handelt es sich in den Versuchen von GOLOVINE um nichts anderes als eine lokale Reizwirkung entweder durch den Druck der injizierten Flüssigkeit oder durch zufällige chemische Bestandteile des Extraktes; aber keineswegs kann man aus einem solchen Versuch auf eine Toxinwirkung als Ursache der postmortalen Aufhellung schließen.

8. Einfluß des Nervensystems auf den Farbenwechsel.

a) Die Wirkung der peripheren Nerven.

Um den Anteil des Nervensystems am Farbenwechsel der Fische experimentell festzustellen, wurden sowohl Durchschneidungen peripherer Nerven als auch operative Ausschaltungen des ganzen Zentralnervensystems oder einzelner Teile desselben vorgenommen.

Aus den Durchschneidungsversuchen, welche POUCHET (80) anstellte, geht zweifellos hervor, daß die koloratorischen Nervenbahnen in dem Unterhautzellgewebe oder vielleicht in noch tieferen Lagen zu ihren Innervationsbezirken ziehen und erst kurz vor ihrem Endziel in die Haut selbst eintreten, denn sonst müßte eine Umgrenzung eines Hautstückes durch 4 Schnitte eine Störung Innervation der Chromatophoren innerhalb der abgegrenzten Hautpartie zur Folge haben, was aber nach POUCHETS Versuchen nicht der Fall ist: es zeigen nur die Schnittränder dunkle Färbung, deren Nerven durch den Schnitt getroffen wurden. LODE (68) hat einzelne Haut-

nerven bei der Forelle durchschnitten, worauf die zugehörigen Chromatophoren Expansion zeigten. Wurde nun das Rückenmark elektrisch gereizt, so kontrahierten sich alle Chromatophoren mit Ausnahme der den durchschnittenen Hautnerven entsprechenden Gebiete.

Durchschneidungen der Spinalnerven wurden zuerst von Pouchet (78, 80) ausgeführt, dessen Beobachtungen von van Rynberk (89) vollkommen bestätigt wurden. Beide Autoren stellten ihre Versuche an verschiedenen Pleuronectiden an. Die Durchschneidung der Ventraläste, da, wo der Nerv sich in den dorsalen und ventralen Ast teilt, hat keinen Erfolg auf der ventralen Seite, sondern die dorsale Seite zeigt im entsprechenden Gebiet eine Expansion der Chromatophoren. Will man durch die Durchschneidung des ventralen Astes die Chromatophoren der ventralen Seite zur Expansion bringen, dann muß man den ventralen Ast an jener Stelle durchschneiden, wo die Rami communicantes vom Sympathicus in den ventralen Ast eintreten. Denn die koloratorischen Fasern stammen, wie bereits Pouchet erkannt hat, aus dem Sympathicus. Diese sympathischen Fasern versorgen sowohl die ventralen als auch die dorsalen Chromatophoren. Die Fasern für die dorsale Seite verlaufen aber von ihrer Eintrittsstelle in den ventralen Ast des Spinalnerven in diesem Ast nach rückwärts, bis sie den Ramus dorsalis des Spinalnerven erreichen. Daraus erklärt es sich, daß bei einer Durchschneidung des Ramus ventralis zwischen der Teilungsstelle des Spinalnerven und dem Eintritt des Ramus communicans des Sympathicus der koloratorische Effekt auf der Dorsalseite eintritt. Nach der Durchschneidung des Spinalnerven tritt eine dunkle bandförmige Zone auf, die sich von dem übrigen hellen Körper scharf abhebt und genau dem Ausbreitungsgebiet des Spinalnerven entspricht. Man kann durch alternierende Nervendurchschneidungen eine Zebrastreifung erzeugen. Nach Pouchets Angaben ist aber die Expansion der Chromatophoren in den neurotomierten Gebieten keine maximale, denn wenn man einen so operierten Flachfisch auf einen dunklen Grund bringt, dann erscheinen die neurotomierten Hautbezirke heller als die übrigen normal innervierten Gebiete, aber allmählich blaßt der Unterschied ab. van Rynberk (89) konnte weiterhin feststellen, daß die koloratorischen Nervenbezirke in der Haut sich in kraniokaudaler Richtung etwa um die Hälfte ihrer Größe überdecken, die bei einer *Solea impar* von etwa 20 cm Körperlänge etwa 7 mm breit sind. Damit dürfte meiner Meinung nach wohl das von Pouchet bereits beobachtete Wiederverschwinden der Bänderung entsprechend den neurotomierten Hautpartien zusammenhängen, indem später die Innervation von einem Spinalnerven aus hinreicht, um die gleichen Effekte hervorzurufen, wie früher durch die Doppelinnervation zweier benachbarter Nerven. Aus der Kontinuität der den einzelnen Spinalnerven entsprechenden koloratorischen Felder zieht van Rynberk den Schluß, daß die einzelnen sympathischen Ganglien des Grenzstranges je ein solches ununterbrochenes Hautgebiet mit koloratorischen Fasern versorgen, wodurch die streng segmentale Anordnung der koloratorischen Innervationsgebiete bedingt sei.

Pouchet (78, 80) hat auch Trigeminusdurchschneidungen an *Rhombus* sowie *Callionyme lyre* ausgeführt, wobei entweder der ganze Nerv oder einzelne Aeste desselben durchschnitten

wurden, wodurch scharf begrenzte, durch die Expansion der Chromatophoren dunkelgefärbte Bezirke am Kopf hervortraten. Ferner hat POUCHET (78) im Aquarium von Concarneau zufällig einen großen, am Kopf auffallend hell gefärbten *Rhombus* beobachtet, bei dessen Untersuchung sich eine Trigeminusverletzung ergab. Aber auch die im Trigeminus verlaufenden Kolorationsfasern stammen, wie v. FRISCH (31) gezeigt hat, aus dem Sympathicus.

b) Der koloratorische Einfluß des Sympathicus. (Autonomes Nervensystem.)

Die Bedeutung des Sympathicus für den Farbenwechsel der Fische wurde zuerst von POUCHET (78, 80) erkannt und experimentell untersucht. Die Durchschneidung des Sympathicus im Hämalkanal bewirkt eine Verdunkelung des Körperabschnittes, der hinter der Durchschneidungsstelle liegt. Dabei haben die Chromatophoren der verdunkelten Partie nicht das Maximum der Expansion erreicht, denn auf dunklem Untergrunde sind die normal innervierten Hautpartien dunkler als die, deren sympathische Innervation gestört wurde. Dagegen erwies sich die Sympathicusdurchschneidung an der Articulatio tympanica, die POUCHET an *Rhombus* ausführte, ohne jeglichen Erfolg auf die Chromatophoren. Um zu zeigen, daß die nach Sympathicusdurchschneidung im Hämalkanal auftretenden Farbenveränderungen nicht durch die Verletzung der großen Blutgefäße hervorgerufen werden, wurden der Nervus maxillaris und die Arteria maxillaris in verschiedenen Zeiträumen durchschnitten, wobei nur nach Nervendurchschneidung eine Dunkelung der Haut eintrat, niemals jedoch nach der Arteriendurchtrennung. Diese von POUCHET angestellten Kontrollversuche sind natürlich keineswegs beweisend, denn hier handelt es sich um eine kleinere Arterie mit zahlreichen Kollateralbahnen, während im Hämalkanal die großen Hauptgefäße durchtrennt werden. LODE (68) hat POUCHETS Versuche insofern erweitert, als er zeigte, daß bei Forellen, deren Sympathicus durchschnitten war, der koloratorische Erfolg einer elektrischen Rückenmarksreizung, nämlich die Aufhellung nur bis zur Durchschneidungsstelle des Sympathicus reicht. Die Grenzlinie der dunklen neurotomierten Partie verläuft von der Schnittstelle schräg ventral nach hinten. Da LODE auch bei Tieren, denen das Herz herausgeschnitten war, bei denen also der Kreislauf stillstand, die gleichen Resultate nach der Sympathicusdurchschneidung erhielt, so war damit gleichzeitig der Beweis erbracht, daß die bei der Sympathicusdurchschneidung erfolgte Verletzung der großen Gefäße für den koloratorischen Erfolg nicht in Frage kommt. Zudem wissen wir ja aus den Untersuchungen von v. FRISCH (31), daß Anämie aufhellend wirkt, während nach Sympathicusdurchschneidung eine Verdunklung eintritt. LODEs Reizversuche am Rückenmark hatten bereits ergeben, daß die koloratorischen Bahnen aus dem Rückenmark in den Grenzstrang des Sympathicus übertreten, aber die genaueren Kenntnisse über den Verlauf der koloratorischen Bahnen im Sympathicus verdanken wir erst den Untersuchungen von v. FRISCH (31, 34). An *Phoxinus laevis* hat v. FRISCH (31) den Sympathicus im Hämalkanal ohne Verletzung der großen Gefäße durchschnitten. Bei Durchtrennung des Sympathicus bis unter dem vorderen Ende der Rückenflosse trat immer eine Verdunkelung der

kaudal von der Operationsstelle gelegenen Partie ein, die bereits nach $^1/_2$—1 Minute begann und binnen 5—10 Minuten ihr Maximum erreichte. Durchschneidet man aber den Sympathicus wenige Millimeter vor der Rückenflosse über dem Ursprung der Bauchflosse oder kranial von dieser Stelle, so verdunkelt sich der Teil des Körpers, der vor der Durchschneidungsstelle liegt; es gelang auch halbseitige Durchschneidungen auszuführen, wobei eine scharfe Grenze der dunklen Hautbezirke in der Dorsallinie zu konstatieren war. Da sich bei den Sympathicusdurchschneidungen kranial von der Rückenflosse das Hautgebiet des Trigeminus verdunkelt, so stammen auch seine koloratorischen Fasern aus dem Grenzstrang. Auch tritt bei Reizung des Grenzstranges an der soeben erwähnten Stelle Aufhellung des Kopfes ein.

Da an Tieren, denen der Sympathicus durchschnitten wurde, die vom Absterben des Rückenmarkes herrührende postmortale Aufhellung ausbleibt oder bei Tieren, welche diese Aufhellung zeigen, dieselbe sofort einer Verdunklung Platz macht, wenn man jetzt den Sympathicus durchschneidet, so war damit, wie durch Lodes Versuche, bewiesen, daß die im Sympathicus verlaufenden koloratorischen Fasern aus dem Rückenmark stammen. Auf Grund der vorher beschriebenen Durchschneidungsversuche kommt v. Frisch zu dem Ergebnis, daß bei *Phoxinus* in der Gegend der Bauchflosse zwischen 12. und 18. Wirbel die koloratorischen Fasern aus dem Rückenmark in den Grenzstrang übertreten (Fig. 71). Analog liegen die Verhältnisse bei *Salmo fario*, wo die koloratorischen Fasern unter der Mitte der Rückenflosse in der Gegend des 26. Wirbels in den Sympathicus übertreten. Auf Grund von Reizversuchen der Medulla oblongata bei Tieren, denen der Sympathicus im Hämalkanal durchschnitten worden war, konnte v. Frisch (34) feststellen, daß bei *Crenilabrus pavo* der Uebertritt für alle koloratorischen Fasern, auch für die farbigen Chromatophoren, in der Gegend des 8. Wirbels (zwischen 6. und 10.) gelegen ist, während bei *Trigla corax* die koloratorischen Fasern bereits in der Nähe des 3. Wirbels aus dem Rückenmark in den Sympathicus übertreten.

Die Uebertrittstelle der koloratorischen Fasern aus dem Rückenmark in den Sympathicus kann nach den Versuchen an *Phoxinus* auf mehrere Segmente (2—3 Wirbel) verteilt sein und kann bei verschiedenen Individuen um 1—2 Wirbel nach vorn oder rückwärts wechseln. Der Uebertritt der Fasern in den Sympathicus erfolgt so, daß proximal die Kolorationsfasern für die vordere Körperhälfte eintreten, während die für die hintere Körperhälfte bestimmten Fasern an einer weiter kaudal gelegenen Stelle in den Sympathicus eintreten, so daß es eine meist in der Gegend des 15. Wirbels gelegene Stelle gibt, wo die Durchschneidung des Sympathicus weder den Kopfteil noch den Schwanzteil in seiner normalen koloratorischen Innervation alteriert. Durchschneidet man aber an dieser Stelle das Rückenmark, dann tritt Verdunklung des Schwanzteiles ein, weil an dieser Stelle die für den kaudalen Abschnitt bestimmten Fasern noch nicht in den Sympathicus übergetreten sind. Die vordere Körperhälfte ist aber normal, weil ihre koloratorischen Fasern bereits vor der Schnittstelle in den Sympathicus eingetreten sind. Da sich analoge Innervationsverhältnisse bei Labriden, Trigliden, Cypriniden, Salmoniden vorfinden, so glaubt v. Frisch die von ihm an den Vertretern der ge-

nannten Familien ermittelten prinzipiell übereinstimmenden Innervationsverhältnisse auf alle Knochenfische als gültig übertragen zu dürfen.

Ebenso wie Pouchet hat auch v. Frisch (31) nach Sympathicusdurchschneidung ein Wiederauftreten der normalen Färbung gesehen, indem in einigen Versuchen schon 8 Tage nach der Operation ein Abblassen der dunklen (operierten) Hautbezirke konstatiert werden konnte; auch reagiert der nervös gelähmte Anteil der Haut auf einem hellen Untergrund, auf dem er sich aufhellt. Nach 21 Tagen war der Farbenunterschied zwischen Vorder- und Hinterkörper ausgeglichen. Auch nach der Durchschneidung des zur Stirn ziehenden Trigeminusastes konnte schon am 1. Tage nach der Operation bei Aufregung des Tieres eine vollkommene Aufhellung der gelähmten Partie beobachtet werden. Nach einiger Zeit der Ruhe tritt der dunkle Fleck wieder auf, der etwa 12 Tage nach der Operation noch zu konstatieren ist. v. Frisch hat eine Erklärung für das Verschwinden der dunklen Färbung, sowie das Wiedereintreten der Reaktion der Chromatophoren nicht zu geben vermocht.

Zweifellos muß in diesen Fällen die von mir zur Erklärung von Pouchets Beobachtungen herangezogene Ueberdeckung der koloratorischen Innervationsgebiete versagen, denn hier handelt es sich nicht um Durchschneidung einzelner Spinalnerven, sondern um die Lähmung der gesamten Kolorationsbahn im Sympathicus für den ganzen Hinterkörper. Könnten wir annehmen, daß das Licht direkt auch ohne Vermittlung des Nervensystems auf die Chromatophoren der Fische einwirkt, dann wäre das Abblassen der gelähmten Hautpartien und die Reaktion auf einen hellen Untergrund wohl zu erklären. Aber wir können bis heute noch nicht mit Sicherheit behaupten, daß die Chromatophoren der Fische durch Licht direkt erregt werden können (s. später bei Lichtwirkung). Wohl wissen wir zweifellos durch Hertels (46) Versuche, daß das Pigment auch als Sensibilisator für Nerven auf Lichtreize wirkt, weshalb man annehmen könnte, das Licht wirke durch Vermittlung des Pigmentkörpers auf die die Chromatophore umspinnenden Nervenendigungen. Aber auch eine andere Erklärungsmöglichkeit liegt vor. Es könnten die Ganglien des Grenzstranges als sekundäre bzw. tertiäre Zentren einen Tonus auf die Chromatophoren ausüben, wenn die primären Zentren des Gehirnes bzw. Rückenmarkes zerstört sind. Ja diese Sympathicusganglien oder peripher gelegene Ganglien könnten sogar als Reflexzentren die später auftretenden Lichtreaktionen vermitteln. Diese Annahme ist keineswegs ohne weiteres von der Hand zu weisen, da die Innervation der Blutgefäße, soweit sie bei Wirbeltieren (allerdings Säugern) untersucht ist, ganz analoge Verhältnisse bietet. Nach Ausschaltung des primären Gefäßzentrums in der Medulla oblongata erweitern sich die Blutgefäße (Tonusverlust). Nach einiger Zeit haben die Gefäße wieder ihren normalen Tonus. Zerstört man jetzt das Rückenmark, so tritt neuerliche Erweiterung der Blutgefäße ein (Tonusverlust infolge Ausschaltung der sekundären im Rückenmark gelegenen Zentren). Nach einiger Zeit erlangen die Blutgefäße aber auch hier ihren Tonus wieder. Die Lage der für diesen Tonus erforderlichen (tertiären) Zentren, peripher vom Rückenmark ist zurzeit noch nicht mit Sicherheit bekannt. Auch die Gefäßnerven treten aus dem Rückenmark in den Grenzstrang über und gehen vom Grenzstrang auf dem Wege spinaler oder cerebraler Nerven zu ihrem Innervationsgebiet. Wir sehen also hier ein

ganz konformes Verhalten der Gefäßnerven und Kolorationsnerven (Fuchs, 40), so daß die Wahrscheinlichkeit vorliegt, daß auch für die Chromatophoren tertiäre, außerhalb des Rückenmarkes gelegene Zentren vorhanden sein dürften. Endlich könnte das allmähliche Wiederkehren der hellen Farbe und der Lichtreaktion nach Sympathicusdurchschneidung durch ein allmähliches Aufhören hemmender Einflüsse bedingt sein, wie es Fuchs bei den Cephalopoden (s. diese) nachgewiesen hat. Die fehlende Lichtreaktion nach der Sympathicusdurchschneidung könnte als Ueberwiegen der Hemmungseinflüsse gedeutet werden. Wo allerdings bei Fischen die peripher vom Sympathicus-Grenzstrang gelegenen hemmenden Zentren zu suchen sind, läßt sich zurzeit nicht sagen; aber da auch sonst bei Wirbeltieren Hemmungszentren im autonomen Nervensystem gefunden worden sind, so muß man auch in diesem System nach solchen Zentren für die koloratorischen Funktionen suchen. Eine experimentelle Prüfung der hier aufgeworfenen Fragen ist dadurch möglich, daß wir im Nikotin ein Mittel besitzen, um die Zellen der autonomen bzw. sympathischen Zentren auszuschalten, während das Adrenalin diese Zentren bzw. ihre Zellen erregt.

c) Koloratorische Wirkung des Zentralnervensystems.

Der Einfluß des Rückenmarkes auf die Färbung der Fische wurde zuerst von Pouchet (78, 80) an *Rhombus* untersucht, indem das Rückenmark des kaudalen Teiles durchschnitten wurde, ohne daß ein nennenswerter Färbungseffekt zu konstatieren gewesen wäre, so daß Pouchet zu dem Ergebnis gelangte, das Rückenmark sei kein Leitungsorgan für die koloratorischen Impulse, welche vom Gehirn zu den Chromatophoren gehen. Lode (68) kam auf Grund seiner Versuche an Forellen zu dem gleichen Ergebnis, und endlich hat auch van Rynberk (89) an *Solea impar* Pouchets Angabe bestätigt.

Demgegenüber hatte aber Leydig (66) beobachtet, daß bei *Rhodeus amarus* nach Rückenmarksdurchschneidung eine rasche Verdunklung infolge Expansion der Chromatophoren auftritt, die später allmählich zurückgeht, weil die Zellen sich wieder retrahieren. Der Widerspruch in den bisherigen Ergebnissen wurde erst durch die Arbeit von v. Frisch (31) aufgeklärt, der fand, daß eine Durchschneidung des Rückenmarkes hinter der Rückenflosse bei *Phoxinus* erfolglos ist, weil, wie bereits vorher angegeben wurde, die koloratorischen Bahnen bereits vor der Rückenflosse sämtlich in den Sympathicus übergetreten sind. Offenbar haben Pouchet, Lode und van Rynberk bei ihren Versuchen auch zu weit kaudalwärts die Rückenmarksdurchtrennungen vorgenommen. Daß das Rückenmark tatsächlich an der Leitung der koloratorischen Impulse beteiligt ist, hat v. Frisch (31, 34) in ganz einwandfreier Weise gezeigt. Kurz nach dem Tode der Versuchstiere (*Phoxinus*, *Crenilabrus*, *Trigla*, *Salmo*) tritt eine starke Aufhellung auf, welche mit der früher behandelten Anämieaufhellung nichts zu tun hat, die v. Frisch deshalb als postmortale Aufhellung bezeichnet hat. Zerstört man einem frisch getöteten Tier das Rückenmark, so bleibt die postmortale Aufhellung aus. Ist dagegen bei einem Tier, das das Rückenmark noch besitzt, die postmortale Aufhellung bereits einge-

treten, so verschwindet sie sofort nach Zerstörung des Rückenmarkes und macht einer Verdunklung Platz. Die postmortale Aufhellung ist durch die Reize hervorgerufen, welche infolge der Absterbeprozesse im Rückenmark zustande kommen. Ob dabei ein koloratorisches Zentrum im Rückenmark selbst anzunehmen ist, oder ob es sich um die Erregung der koloratorischen Leitungsbahn handelt, ist vorläufig unentschieden. Es gelingt, an Tieren, denen man an zwei in der Nähe des 16. Wirbels gelegenen Stellen die Wirbelsäule durchschneidet, wobei natürlich der Sympathicus mitdurchschnitten wird, eine gürtelförmige Aufhellungszone zu erzeugen, wie Fig. 70 zeigt. Die von dem durch die Schnitte abgegrenzten Mittelteil des Rückenmarkes ausgehende Erregung kann zwar noch auf den Sympathicus übergehen, aber in diesem sich nur so weit ausbreiten, als seine Kontinuität durch die Wirbelsäulendurchschneidung nicht unterbrochen wurde.



Fig. 70. *Phoxinus laevis.* Durchschneidung der Wirbelsäule an den beiden Schnittstellen. Gürtelförmige postmortale Aufhellung von den zwischen den Schnittstellen gelegenen Teilen des Rückenmarkes ausgehend. Wegen der gleichzeitigen Sympathicusdurchschneidung ist das übrige Tier dunkel. (Nach v. Frisch.)

Daß die Medulla oblongata für den Farbenwechsel eine Rolle spielt, zeigte Lode (68), indem er durch elektrische Reizung (Einstechen von Elektroden in die Medulla) ein vollkommenes Erblassen seiner Versuchstiere (Forelle) erzielen konnte; Leydig (66) beobachtete an *Rhodeus amarus* eine rasch eintretende Verdunklung nach Zerstörung der Medulla oblongata, die nach einiger Zeit wieder einer Aufhellung Platz macht (postmortale Aufhellung v. Frischs).

Die genauen Untersuchungen über die Funktion des Gehirns als koloratorisches Zentralorgan verdanken wir aber erst den sorgfältigen Untersuchungen v. Frischs (31, 34). Auf Grund von Durchschneidungsversuchen, in welchen die Schnitte schrittweise vom Anfang des Rückenmarkes immer weiter nach vorn verlegt wurden, ergab sich, daß ein Aufhellungszentrum im Nachhirn (Medulla oblongata) gelegen ist, dessen Ausschaltung eine maximale Expansion der Chromatophoren bedingt, die bis zum Eintritt der postmortalen Aufhellung bestehen bleibt. Reizt man bei einem so verdunkelten Tier (*Phoxinus*, *Crenilabrus*, *Trigla*, *Salmo*) das Nachhirn elektrisch, so tritt eine Aufhellung des ganzen Körpers ein. Bei Durchschneidung an der Grenze zwischen Nachhirn und Mittelhirn war der Erfolg ein wechselnder, manchmal Aufhellung, manchmal mittlere Färbung oder Verdunklung, aber diese Tiere zeigten stets noch Farbenwechsel, denn es trat wiederholt spontane Aufhellung ein. Dagegen ergaben elektrische Reizungen des Mittelhirnes keine sicheren Resultate. Das Kleinhirn hat keine Bedeutung für die koloratorischen Funktionen, wie Abtragung desselben gezeigt hat. Wohl

aber trat nach Vorderhirnreizung bei *Phoxinus* konstant eine Verdunklung des ganzen Körpers auf, welche v. Frisch auf Wirkung von Stromschleifen auf das Zwischenhirn bezieht, weil bei Tieren, denen das Vorderhirn abgetragen war, noch lange Zeit nach der Operation ein normaler Farbenwechsel bestand. Dagegen ergibt Reizung des Zwischenhirns bei *Phoxinus* eine deutliche Verdunklung; bei der Forelle ist sie aber nicht deutlich vorhanden. Diese Verdunklung nach Zwischenhirnreizung wird von v. Frisch als die Wirkung eines daselbst gelegenen Hemmungszentrums angesehen, das die aufhellende Wirkung des im Nachhirn gelegenen Aufhellungszentrums hemmt.

Diese Hemmungswirkungen werden durch die folgenden Beobachtungen von v. Frisch (31) besonders interessant. Die Pfrille zeigt nämlich bei isolierter Belichtung ihres Scheitelfleckes eine Verdunklung des ganzen Körpers. Bei geblendeten Tieren trat nach Beschattung des Scheitelfleckes Aufhellung ein und nach Belichtung Verdunklung des ganzen Tieres, woraus hervorgeht, daß es sich nicht um von den Augen vermittelte Färbungsreflexe handeln kann. Um zu erfahren, ob es sich um ein funktionierendes Pinealorgan handelt, entfernte v. Frisch dieses vollständig, wobei zunächst nach der Operation eine Verdunklung des Tieres mit Verlust der Reaktion auf Belichtung und Verdunklung der Stelle eintritt, aber bereits am nächsten Tage war die Reaktion wieder vorhanden. Auch die Zerstörung des von Studnička (zit. nach v. Frisch, 31) als „Schaltstück" bezeichneten Teiles des Hirnventrikels hatte gleichfalls nur einen vorübergehenden Verlust der geschilderten Reaktion zur

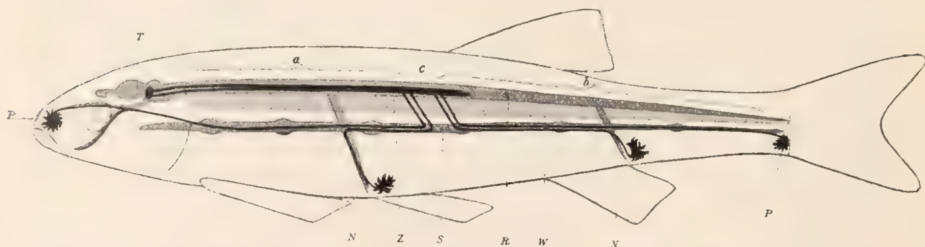


Fig. 71. Schema des Verlaufes der koloratorischen Bahnen bei der Pfrille. *W* Wirbelsäule, *R* Rückenmark, *S* Sympathicus, *N* Spinalverven, *T* Trigeminus, *P* Pigmentzellen, *Z* Rückenmarkszentrum. (Nach v. Frisch.)

Folge. Da auch die Hypophyse an der Reaktion nicht beteiligt ist, wie Versuche mit vollständiger Entfernung der Hypophyse lehren, so nimmt v. Frisch an, daß wahrscheinlich in der Zwischenhirngegend zwischen den Epithelzellen des Ventrikels und seinen Ausstülpungen Licht perzipierende Zellen liegen, von denen Nervenfasern ins Gehirn ziehen, die mit dem koloratorischen Apparat zu dem beschriebenen Reflex verbunden sind. „Vielleicht sind diese Zellen im Pinealorgan besonders dicht gedrängt, vielleicht sind sie hier identisch mit den bekannten ‚Sinneszellen' und vielleicht entspricht hier der ‚Tractus pinealis' den postulierten Nervenfasern. Aber sie können nicht auf das Pinealorgan allein beschränkt sein, sonst müßte nach dessen Zerstörung die Reaktion vernichtet sein."

Nach diesen Ausführungen über die Physiologie des koloratorischen Nervensystems kann an seiner funktionellen Bedeutung wohl nicht mehr der leiseste Zweifel bestehen, um so sonderbarer muß es erscheinen, wenn GOLOVINE (43) mit gänzlicher Ignorierung des vorhandenen Tatsachenmaterials, ohne irgendeinen Beweis, erklärt, daß das Nervensystem nur durch Vermittlung des Vasomotorensystemes die Färbung beeinflusse, indem durch die Zirkulationsänderung lokale Intoxikationen zustande kommen, die die Reaktion (Ballung) der Chromatophoren hervorbringen. Eine Diskussion dieser vollkommen aus der Luft gegriffenen Behauptung ist nach dem Auseinandergesetzten vollkommen überflüssig.

d) Der Tonus der Chromatophoren.

Die Frage der tonischen Innervation der Chromatophoren wurde zuerst von POUCHET (80) aufgeworfen; er nimmt an, daß die Chromatophoren von *Rhombus* nach Nervendurchschneidung oder Abtragung der Augen einen mittleren Kontraktionszustand zeigen, der während des Lebens erhalten bleibt. Wie dieser vom Auge unabhängige Tonus zustande kommt, ist nicht erklärt. Auf Grund seiner Beobachtung, daß nach Abtragung des Nachhirns eine Verdunklung des Versuchstieres zustande kommt, nimmt v. FRISCH (31) an, daß die Chromatophoren vom Aufhellungszentrum im Nachhirn tonisch innerviert werden. Woher aber die tonische Erregung dieses Zentrums stammt, ist auch durch v. FRISCH nicht aufgeklärt. Daß die Augen dieses Zentrum nicht allein beeinflussen, ist sicher, denn blinde Tiere zeigen unter gewissen Bedingungen Farbenwechsel. Offenbar handelt es sich um im Tier selbst entstandene Reize, die das koloratorische Zentrum erregen, vielleicht Stoffwechselprodukte oder thermische Reize, welche analog wie beim Gefäßtonus der Homoiothermen, im Interesse der Wärmeregulierung wirksam sind. Jedenfalls bedarf die Frage, woher der Tonus des Kolorationszentrums im Nachhirn stammt, einer genaueren Untersuchung, weil sie verspricht, neue Anhaltspunkte für die physiologische Funktion des Chromatophorensystemes als Organ der Wärmeregulierung zu liefern.

Sehr interessante Beobachtungen von tonischen Erscheinungen an den Chromatophoren von Pleuronectiden hat BAUER (6) gemacht. Werden Schollen längere Zeit (Tage bis Wochen) dauernd auf einem schwarzen oder weißen Untergrund gehalten, dem sie sich durch maximale Expansion bzw. Retraktion der Chromatophoren angepaßt haben, so bleibt dieser jeweilige Ballungszustand der Chromatophoren bestehen, wenn man die Augen maskiert oder die Tiere blendet, gleichgültig auf welchem Grund sich die Tiere nun befinden; z. B. ein dunkles Tier auf hellem Grund. Diese Nachwirkung ist weniger ausgeprägt, je kürzer die Zeit war, während welcher die Tiere auf einem Untergrund gehalten wurden, sie kann bei zu kurzer Versuchsdauer auch ganz fehlen. Die Chromatophoren sind nicht starr geworden, da sie auf entsprechende andere Reize noch reagieren; ebensowenig geht dieses Verharren der Chromatophoren in der bestimmten Stellung von den Augen aus, da nachherige Abtragung der Augen das Verhalten nicht ändert. Dagegen verschwindet die tonische Starre nach Zerstörung des Grenzstranges des Sympathicus in den zugehörigen Inner-

vationsbezirken. Bauer nimmt ein tonisch erregtes Zentrum im Gehirn oder Rückenmark an, dessen Tonus durch das Auge in entgegengesetzten Richtungen (Expansion oder Retraktion) verschoben werden kann, das dann aber nach langdauernder Beeinflussung in der einen Richtung den entsprechenden Zustand auf längere Zeit festhält. Ich glaube, wir können mit Hilfe des im Zwischenhirn gelegenen Hemmungszentrum die Verhältnisse genügend aufklären. Waren die Hemmungen sehr lange Zeit unausgesetzt wirksam, so dauern sie noch einige Zeit nach, haben aber die Erregungen des im Nachhirn gelegenen koloratorischen Zentrums, das Aufhellung bewirkt, längere Zeit ungehemmt bestanden, dann wirken diese Erregungen nach. Wir brauchen dann keine schwer zu erklärende Verschiebung des Tonus innerhalb eines Zentrums nach zwei verschiedenen Richtungen anzunehmen, bei welcher Voraussetzung Bauer wohl der Biotonus von Hering vorgeschwebt haben mag, welcher als Quotient der jeweiligen Assimilation und Dissimilation ausgedrückt werden kann.

9. Die koloratorische Wirkung des Lichtes.

a) Wirkung der Intensität.

Der Einfluß des Lichtes auf den Farbenwechsel ist seit jeher eifrig untersucht worden. Die erste experimentelle Beobachtung stammt von Rathke (82), welche ich hier anführen will, weil sie gänzlich der Vergessenheit anheimgefallen ist. Die Beobachtung an *Lepadogaster biciliatus Risso* wird folgendermaßen beschrieben: „Als ich mehrere dieser Fische, gleich nachdem sie gefangen waren, in ein mit Meerwasser gefülltes Glas getan und sie dem Lichte der Sonne, doch nicht der unmittelbaren Einwirkung der Sonnenstrahlen selbst, ausgesetzt hatte, bleichten die meisten in einer Zeit von kaum einer halben Stunde fast ganz aus, selbst an den rot gefärbten Flossen und erhielten ihre frühere Farbe nicht wieder, nachdem sie in die Dunkelheit gebracht und in ihr noch 24 Stunden am Leben gelassen waren." Fast gleichzeitig veröffentlichte Shaw (100) seine Versuche an Lachsen, die in einer weißen Schüssel ganz hell geworden waren, dann aber beim Zudecken der Schüssel mit einer dichten Decke nach wenigen Minuten eine dunkle Farbe angenommen hatten, die im Lichte allmählich wieder verschwindet. Ganz ähnliche Beobachtungen hat später v. Siebold (101) gemacht, der beim Abheben des Deckels eines dunklen Forellenbehälters ein augenblickliches Erblassen der dunkelsten Tiere sah, das er auf eine besonders starke Reizbarkeit der dunklen Chromatophoren auf Licht bezog. Bei fortdauernder Lichteinwirkung dehnten sich die Chromatophoren nach einiger Zeit wieder aus.

Natürlich konnten diese ersten Beobachtungen nicht ausreichen, um die gesehenen Farbenveränderungen als Erfolg der Belichtung oder Dunkelheit sicherzustellen, da in den Versuchen ein Zusammenwirken vielfacher Reize vorhanden ist, ohne daß der Einfluß des Einzelfaktors klargestellt werden könnte. Diese Aufgabe blieb den späteren Untersuchern vorbehalten. Leider sind die Ergebnisse der späteren Autoren sehr widerspruchsvolle geworden, weil die Versuchsanordnungen, unter denen die Versuche angestellt worden sind, häufig nicht eindeutig sind. Vor allem fehlt es an genauen messenden Versuchen, in denen Helligkeit, Energiewerte, Farbe (Wellen-

länge) chemische, bzw. ultraviolette und thermische Strahlung gebührend auseinander gehalten werden. Ein wirklicher Fortschritt in der Untersuchung der Lichtreaktionen der Tiere kann jetzt nur noch durch exakte messende Versuche erzielt werden, denn Beobachtungen ohne genau physikalisch definierbare Versuchsbedingungen sind nur dazu geeignet, das bestehende Chaos ins Ungemessene zu vergrößern, zumal auch die physiologischen Bedingungen, unter denen sich das Tier gerade befindet, oft schwer zu analysieren sind und von Seite der Experimentatoren auch nach dieser Richtung hin oft Zuviel außer acht gelassen worden ist.

Wir wollen zuerst die Einflüsse von Intensitätsschwankungen des farblosen Tageslichtes bzw. künstlicher sogenannter weißer Lichter untersuchen. Zunächst soll das Verhalten normaler Tiere angeführt werden. Heincke (45) hatte bei *Gobius Ruthensparri* zur Laichzeit das Auftreten einer gleichmäßig braunschwarzen bis grünschwarzen Färbung gesehen, wenn die vorher lebhaft gefärbten Tiere mit einem Kästchen bedeckt wurden, bei Belichtung trat nach 1—2 Minuten die gesamte bunte Zeichnung wieder hervor, bei Belichtung mit Sonnenlicht tritt noch raschere Reaktion ein. Außerdem gibt Knauthe (53) an, bei Pfrillen und Schmerlen, welche allerdings durch Kälteeinwirkung total erstarrt waren, auf Einwirkung von Magnesium- und hellem Tageslicht eine langsame Retraktion der Chromatophoren gesehen zu haben. Ueber die Ausführung des Versuches selbst sind keinerlei nähere Angaben gemacht, so daß die Beobachtung Knauthes absolut wertlos ist. Auch über die Beschaffenheit des „Kästchens“ in Heinckes Versuchen kann man nichts erfahren, ebensowenig wie der Versuch angestellt wurde, denn man müßte natürlich wissen, ob die Tiere ganz verdunkelt waren oder nicht, kurz, es fehlt eine Beschreibung der ganzen Versuchsanordnung, so daß auch diese Beobachtungen zur Analyse der Lichteinwirkung nicht verwendet werden können.

Dagegen hat Wenckebach (114) bei jungen Embryonen von *Belone* und anderen Fischen bereits am 6. Tage Reaktionen auf Licht gesehen, indem sich die Chromatophoren auf Belichtung expandieren, zahlreiche Fortsätze erkennen lassen, während sie sich im Dunkeln retrahieren. Uebereinstimmende Beobachtungen hat auch v. Frisch (34) an *Crenilabrus pavo* gemacht, der sich bei vollkommenem Lichtabschluß stark aufhellt, bei neuerlicher Belichtung binnen wenigen Minuten seine frühere Färbung wieder annimmt. Zur Auslösung dieser Lichtreaktion ist bei geblendeten Tieren eine vollständige Verdunkelung nicht erforderlich, es genügt schon Beschattung, also plötzliche Aenderung der Lichtintensität. Dagegen haben sehende Pfrillen auf Belichtung und Verdunkelung keine gesetzmäßige Reaktion erkennen lassen.

Die langandauernde Einwirkung von Dunkelheit hat leider keine ganz übereinstimmenden Resultate ergeben. Schöndorff (94) hat bei in der Dunkelheit gehaltenen Forellen ein Abblassen der Färbung beobachtet, desgleichen Mayerhofer (70) bei Hechten, die bereits nach einigen Tagen ein geisterhaftes Aussehen zeigen, ohne daß eine Rückbildung des Pigmentes zu konstatieren gewesen wäre, denn am Licht expandieren sich die Chromatophoren wieder normal. Mehrere Monate hindurch hat Ogneff (75) Goldfische, die sich in Glasaquarien befanden, einer ununterbrochenen Einwirkung der Dunkel-

heit ausgesetzt, wobei die Fische regelmäßig gefüttert wurden. Nach zweimonatigem Aufenthalt im Dunkeln glichen die Goldfische vollkommen Karauschen oder Schleien, sie waren am ganzen Körper gleichmäßig braunrot gefärbt und nahmen nach 1—2-monatigem Aufenthalt im Lichte wieder ihre gewöhnliche Färbung an. Nach Ogneffs Untersuchungen findet keine Neubildung von Chromatophoren statt, sondern die bereits vorhandenen sind vollkommen mit Pigment erfüllt und stark expandiert. Wenn ich Ogneff richtig verstanden habe, dann nimmt er an, daß in der Dunkelheit jedoch eine Pigmentvermehrung eintritt. Einzelne Zellen zeigen abgerissene Fortsätze und Austreten von Pigment um den Zellkörper; manchmal finden sich Zellen, die von Phagocyten aufgefressen werden, ferner hat Ogneff kleine rundliche Zellen gesehen, die mit Leukocyten oder Lymphocyten eine gewisse Aehnlichkeit haben und mit Pigmentkörnern ganz erfüllt sind. Die Deutung der erwähnten mikroskopischen Beobachtungen als Phagocytoseerscheinungen erscheint mir aber nicht über jeden Zweifel erhaben zu sein. Es scheint wahrscheinlicher, daß bei der gesteigerten Pigmentbildung auch Zellen, in denen sonst kein Pigment abgelagert wird, sich mit Pigment beladen, da ja nach Leydigs bereits mehrfach erwähnten Anschauungen ein kontinuierlicher Uebergang zwischen Bindegewebszellen zu echten Chromatophoren besteht.

Auch Regnard (83) hat bei Karpfen, die beinahe ein Jahr in fast vollkommener Dunkelheit gehalten wurden, eine beinahe schwarze Färbung beobachtet, während die im hellen Tageslicht gehaltenen Kontrolltiere hellgelb waren. Leider hat der Autor keine genaue Versuchsanordnung mitgeteilt, was gerade wegen der „fast vollkommenen" Dunkelheit sehr erwünscht wäre. Es sei hier daran erinnert, daß Cunningham (19) an jungen *Pleuronectes flesus* durch Beleuchtung der sonst unpigmentierten Unterseiten auch an diesen Stellen Pigmententwicklung bzw. Bildung von Chromatophoren beobachtet hat. Das gleiche Resultat erwähnt Haacke (44) ohne genauere Angaben seiner Versuchsanordnung.

Bei den Versuchen von de Vescovi (110), der angibt, daß *Labrus merula* in einem weißen Glasaquarium auffallend blaß, in einem dunklen Aquarium augenblicklich dunkel wird, läßt sich aus der Darstellung nicht entscheiden, ob diese Reaktionen als Reizung durch den Untergrund anzusehen sind (siehe später) oder als Wirkung verschiedener Helligkeiten; das erstere scheint mir sogar das Wahrscheinlichere zu sein. Aehnlich verhalten sich *Gobius capito*, *Blennius palmicornis*, *Blennius Montagui.*

Zur Entscheidung der Frage über die Lichteinwirkung hat man auch vielfach versucht, rein lokale Einwirkungen des Lichtes auf die Chromatophoren zu untersuchen, aber selbst bei diesen Versuchen sind keine übereinstimmenden Ergebnisse erhalten worden. Lode (68) fand lokale Belichtung bei *Salmo fario*, *Perca fluviatilis* und *Umbra Krameri* vollständig erfolglos, während Steinach (106) an geblendeten Aalen, die kuraresiert und künstlich beatmet wurden, eine genau lokale Aufhellung bei Belichtung einer umschriebenen Stelle auftreten sah. Die gleichen Resultate erhielt Steinach (107) bei Forellen und jungen Lachsen, besonders deutlich bei einer streifenweisen Belichtung der weniger intensiv pigmentierten Bauchfläche. Da Steinach mit Tages- bzw. direktem Sonnenlicht

arbeitete, so ist die Wirkung der ultravioletten bzw. thermischen Strahlen nicht ausgeschlossen. Leider fehlen auch hier wieder die genauen Angaben über die Ausführung der Belichtungsversuche. Zu vollständig widersprechenden Ergebnissen kam v. Frisch (31), der junge geblendete Dottersackforellen im Zieglerschen Durchströmungskompressorium einschloß und bestimmte isolierte Stellen durch $^1/_2$—$^3/_4$ Stunden mit dem Lichte einer Bogenlampe bestrahlte, aus dem die Wärmestrahlen und ultravioletten Strahlen vorher absorbiert worden waren. Es trat keine Reaktion auf Licht ein. Auch Pfrillen zeigten auf rein lokale Belichtung der Haut keine Reaktion, ebensowenig zeigte sich eine Reaktion auf Verdunkelung der Haut an umschriebenen Stellen (Umlegen von Staniolstreifen oder Ueberschieben einer vom Schwanz bis zu den Kiemen reichenden Papphülse über das Glasgefäß, in dem die Fische sich befanden). *Crenilabrus pavo* (34) zeigte bei lokalen Belichtungsversuchen an geblendeten Tieren, daß die Expansion der Chromatophoren eine rein lokale Lichtwirkung ist. Während bei geblendeten Pfrillen die Belichtung des Scheitelfleckes (Parietalorgan) eine intensive Verdunkelung hervorbringt, ist eine Belichtung des Kopfes bei *Crenilabrus* vollkommen erfolglos, es findet sich hier auch kein Scheitelfleck. Auch lokale Verdunkelungen zeigten genau entsprechende lokale Aufhellungen, die wieder dunkelten, sobald das Licht zu den vorher verdunkelten Hautpartien gelangen konnte.

b) Wirkung der Wellenlänge.

Da die Farbenanpassung der Fische für die Lehre von der Schutzfärbung eine große Bedeutung hat, wurde auch das Verhalten der Fische in verschiedenen farbigen Lichtern vielfach untersucht. Leider sind auch hier die Versuchsanordnungen oft recht mangelhafte und die Angaben darüber vielfach so ungenaue, daß es schwer fällt, die erhaltenen Resultate kritisch zu verarbeiten und einheitlich darzustellen. de Vescovi (110) war wohl der erste Forscher, welcher versuchte, die Farbenanpassung verschiedener Fische zu studieren, indem er sie in verschieden gefärbten Glaswannen hielt. Aber in seinen Versuchen ist vor allem die Wirkung des Untergrundes nicht berücksichtigt, ganz abgesehen davon, daß wir über die Helligkeiten und Wellenlängen der verwendeten farbigen Lichter nichts erfahren. Trotz der wesentlichen Mängel der Versuchsanordnung läßt sich doch erkennen, daß eine wirkliche Uebereinstimmung der Farbe des Tieres mit der Farbe des Aquariums nicht stattfindet, trotzdem de Vescovi eine solche aus seinen Befunden ableiten zu können glaubt. Im großen und ganzen scheint es sich um Helligkeitsreaktionen zu handeln, an denen wohl der Untergrund wesentlich beteiligt war. Die untersuchten Tiere zeigten fast alle im roten Aquarium eine Verdunkelung, in gelben und grünen Aquarien ein verschieden starkes Abblassen, während im blauen Licht unregelmäßige Erfolge eintreten. Das wichtigste Ergebnis aus de Vescovis Versuchen ist die Angabe, daß *Sargus Salviani* C. V. bei keiner der angewendeten Beleuchtungsarten einen Farbenwechsel zeigt, während *Sargus annularis* L. den oben erwähnten Farbenwechsel aufweist. Diese Beobachtung de Vescovis verdient unsere Beachtung im Hinblick auf eine analoge Beobachtung von v. Frisch (35) an

Labriden, wo *Crenilabrus massa* auf Farben keine Reaktion zeigt, während *Crenilabrus roissali* und *Crenilabrus ocellata* deutliche Reaktionen auf farbige Lichter zeigen. Ferner hat Mayerhofer (70) angegeben, daß bei Hechten verschiedenfarbige Lichter keine auffallenden Farbenveränderungen hervorrufen. Solche Beobachtungen mahnen sehr zur Vorsicht, die Beobachtungen an einer Art auf eine andere zu übertragen, da sich nicht einmal innerhalb der Art eine Konstanz mit Sicherheit erwarten läßt.

Die Versuche de Vescovis wurden von Schöndorff (94) in vollkommen unzulänglicher Weise wiederholt, indem in je einem farbigen Aquarium je eine Forelle einige Zeit gehalten wurde. Nur verwendete Schöndorff an Stelle der farbigen Papiere zum Bekleben der Aquarien, wie es de Vescovi tat, Farblösungen, in die eine Glaswanne mit dem Fisch gesetzt wurde. Auch hier sind weder die Wellenlängen der Lichter, noch ihre Helligkeiten, noch die Wirkung des Untergrundes berücksichtigt, und zu alldem nur je ein Tier für jeden Farbenversuch! Hautstücke der einzelnen Versuchstiere wurden mikroskopisch untersucht. Die Resultate sind absolut wertlos zur Beurteilung der Farbenwirkung auf die Chromatophoren. Dennoch seien sie der Vollständigkeit wegen angeführt: Rot übt keine Wirkung aus, blau und gelb wirken verdunkelnd. „Die gelben Strahlen vermögen die Chromatophoren im Bereich des ganzen Körpers an die Oberfläche zu locken und bewirken Expansion des Pigmentes. Rote, blaue und grüne Strahlen bewirken keine Veränderung der Chromatophoren. Vom Stanniol ausgehende Lichtstrahlen bewirken eine Retraktion der Chromatophoren von der Oberfläche und starke Kontraktion der Pigmentzellen.“ Die histologischen Beobachtungen stehen, wie diese Uebersicht zeigt, auf der gleichen Höhe wie seine experimentelle Beweisführung.

Mit der gleichen äußerst mangelhaften Methodik wurden die Versuche von Lehmann (56) an *Perca fluviatilis* sowie an *Salmo fario* fortgesetzt. Seine Resultate sind aber andere als die seines Vorgängers. Das grüne Licht bewirkt eine „Verminderung des Pigmentes im allgemeinen. Es ist aus der Epidermis fast ganz geschwunden, es findet sich aber noch in einzelnen an der Oberfläche gelegenen Hohlräumen. In den Pigmentbahnen unterhalb der Epidermis findet sich ein dunkler Streifen, der aus körnigem Pigment besteht, in den tiefen Bahnen sind die Pigmentstränge gleichfalls vorhanden“. Grünes Licht soll eine Verlangsamung der Pigmentbildung sowie ein Verschwinden des Pigmentes aus der Epidermis hervorrufen. Blaues Licht bewirkt einen „vollständigen Schwund des Pigmentes“ aus der Epidermis und ruft eine „Kernströmung“ nach den tiefen Teilen hervor, bei rotem Licht ist das Pigment aus der Epidermis nach den „Bahnen“ gedrängt, während bei gewöhnlichem Tageslicht das Pigment in der Epidermis reichlich vorhanden ist. Vor allem liegt zweifellos eine vollkommene Verwechselung zwischen Pigmentbildung und jeweiligen Ballungszuständen der Chromatophoren vor, sowie eine vollkommene Unkenntnis des normalen histologischen Baues der Haut und der Chromatophoren insbesondere. Die von Lehmann beschriebenen Färbungen der lebenden Tiere würden wenigstens beim Barsch bis zu gewissem Grade eine Uebereinstimmung der Färbung des Versuchstieres mit der Farbe des Aquariums ergeben, bei der Forelle aber ist die Uebereinstimmung weniger gut. Da jedoch die

Farbe der Tiere innerhalb des farbigen Lichtes, in dem sich die Tiere befinden, bestimmt wurde, wie ich aus der ganzen Darstellung annehmen muß, so ist es ganz selbstverständlich, daß die Farben der Tiere mit denen des umgebenden Lichtes mehr oder weniger gut übereinstimmen müssen. Der Autor hätte natürlich die gleiche Farbenübereinstimmung gefunden, wenn er, statt die Tiere im farbigen Licht zu untersuchen, sich eine entsprechend gefärbte Brille aufgesetzt hätte. Nur eine Konstatierung der Färbung der Versuchstiere im farblosen Licht hätte über die Farbenveränderung irgendeinen Aufschluß ergeben. Davon ist aber nicht die Rede.

Auch Šećerovs (96) Versuche, der ebenfalls Tiere (*Nemachilus barbatula*) in verschieden gefärbten Aquarien hielt und eine Anpassung der Tierfarbe an die Versuchsfarbe beschrieben hat, sind keineswegs beweisend, da hier alle notwendigen Angaben über die physikalischen Konstanten des Lichtes fehlen, ebenso über die Dauer der Versuche und über die Art, wie die endgültige Farbe der Versuchstiere festgestellt wurde.

Während die vorangehend behandelten Versuche sich mit mehr oder meistens weniger Erfolg bemüht hatten, eine Farbenübereinstimmung zwischen der Farbe der Umgebung und der des Versuchstieres nachzuweisen, hat Gamble (41) auf Grund von Versuchen an *Crenilabrus melops* eine komplementäre Farbenanpassung als die Wirkung farbiger Lichter beschrieben. Leider ist auch in diesen Versuchen die ganze Anordnung keineswegs einwandfrei; es ist vor allem auch hier unmöglich, die genauen physikalischen Bedingungen der zum Versuch verwendeten farbigen Lichter zu bestimmen, ganz abgesehen von anderen komplizierenden Umständen der Versuchsanordnung. Gamble bestrahlte seine Versuchstiere mit Licht, das durch verschieden gefärbte Algen hindurchgegangen war, die sich in den Aquarien befanden. Die vor Beginn des Versuches grünen Tiere wurden bei Bestrahlung mit Tageslicht, das durch eine mehrfache Lage von grünen Pflanzen hindurchgegangen war, innerhalb einer Woche braun, wobei eine erhebliche Anhäufung von rotem Pigment konstatiert wurde. Licht, das durch rote Algen hindurchgegangen war, erzeugte eine grüne Färbung des Versuchstieres, bei dem eine Vermehrung des gelben Pigmentes eingetreten war. Braune Pflanzen eignen sich wegen der geringen Lichtdurchlässigkeit wenig zu solchen Versuchen. Ganz anders ist die Wirksamkeit dieser Farben, wenn sie als Untergrund zur Wirkung kommen, dann wirken alle gleich und von einer komplementären Farbenanpassung ist nichts zu konstatieren.

Trotz dieser Versuchsergebnisse kann von einer gesetzmäßigen „komplementären Farbenanpassung“ nach dem Wienerschen (115) Prinzip, wie Gamble die Ergebnisse auffaßt, keine Rede sein. In einer Reihe von sehr sorgfältigen Versuchen an *Phoxinus laevis*, *Nemachilus barbatula, Crenilabrus roissali*, sowie dessen Varietät *quinquemaculatus,* endlich *Crenilabrus ocelatus* hat v. Frisch (34, 35) übereinstimmend gefunden, daß bei sehenden Tieren, soweit überhaupt von einer Farbenanpassung die Rede sein kann, die Farbe des Fisches stets der Beleuchtungsfarbe entspricht, niemals aber eine Komplementärfarbe auftritt. Gamble hätte, wenn er seine Anschauung als selbst nur für *Crenilabrus melops* einigermaßen geltend ansehen wollte, sich nicht darauf beschränken dürfen, die im weißen Licht grünen Tiere nur mit grünem oder rotem Licht zu beleuchten,

sondern er hätte auch in blauem und gelbem Licht die komplementäre Anpassung nachweisen müssen. In den Versuchen von v. Frisch (35) wurden auch blaue und gelbe Lichter untersucht, aber bei ihrer Einwirkung fand sich ebensowenig wie bei der von rotem und grünem Licht auch nur eine Spur komplementärer Anpassung.

Da v. Frisch andere *Crenilabrus*-Arten untersucht hat als Gamble, so könnte man immer noch annehmen, daß die verschiedenen Arten verschieden auf farbige Lichter reagieren, denn v. Frisch (35) gibt ja selbst an, daß *Crenilabrus massa* auf Farben überhaupt nicht reagiert, so daß also für *Crenilabrus pavo* doch die von Gamble behauptete komplementäre Farbenanpassung bestehen könnte. Aber auch diese Anschauung halte ich im höchsten Maße für unwahrscheinlich, da sich für die zufällige komplementäre Farbenanpassung in den Versuchen Gambles eine ausreichende physiologische Erklärung geben läßt. *Crenilabrus melops* hat wie seine Verwandten schwarze, rote und gelbe Chromatophoren, sowie den diffusen blauen Farbstoff. In dem durch grüne Algen gegangenen Licht ist die Intensität der Helligkeit bzw. der chemisch wirksamen Strahlen vermutlich so abgeschwächt, daß es zwar noch ausreicht, die leichter reagierenden Melanophoren stärker zur Retraktion zu bringen, während die schwerer reagierenden roten Chromatophoren expandiert blieben, die gelben etwas weniger expandiert waren, da ja auch Unterschiede in der Expansion der einzelnen farbigen Chromatophoren bekannt sind. So mußten die Tiere rotbraun erscheinen und das rote Pigment deutlicher hervortreten. Denn eine tatsächliche Vermehrung des roten Pigmentes ist von Gamble gar nicht nachgewiesen worden. Im roten Licht finden sich keine genügend wirksamen Strahlen mehr vor, um die gelben Chromatophoren auch zur Ballung zu bringen, so daß dann das Gelb mit der blauen Grundfarbe die grüne Färbung erzeugt. Die Versuche von v. Frisch (35) sprechen sehr zugunsten meiner Auffassung, wie im folgenden gezeigt werden wird.

Die umfangreichsten Untersuchungen über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Farbenanpassung der Fische hat v. Frisch (34, 35) angestellt, indem er seine Versuchstiere in Aquarien hielt, die auf Paraffinfüßen in Behältern standen, welche mit einer Farblösung gefüllt waren, deren Lichtdurchlässigkeit spektroskopisch bestimmt worden war. Als Lichtquelle diente das Tageslicht; ferner war eine besondere Beeinflussung vom Untergrund nicht vorhanden, außerdem waren die Vergleichsaquarien in genau gleicher Weise armiert, nur enthielten sie an Stelle der Farblösungen gewöhnliches Wasser. Die Feststellung der Farben der einzelnen Versuchstiere (6—7 Exemplare in jedem Aquarium) erfolgte auf einem grauen Untergrund. Dagegen hat v. Frisch keine Sorge dafür getragen, daß die Helligkeiten der Farblösungen gleich waren, noch wurden die thermischen, ultravioletten bzw. chemischen Strahlen in ihrer Wirksamkeit berücksichtigt, ein Umstand, der für die Deutung der Versuche von v. Frisch meiner Meinung nach von großer Wichtigkeit ist. Die Versuche an sehenden Pfrillen ergaben, daß in roten und gelben (gelbgrünen) Aquarien die Versuchstiere einen rötlich-gelben Farbenton zeigten; an mikroskopischen Präparaten zeigte sich eine Expansion der roten und gelben Chromatophoren. In grünem Licht war keine Rotfärbung zu beobachten, manche Tiere zeigten einen gelben Ton, aber die Mehrzahl war wie die Kontrolltiere gefärbt. An

mikroskopischen Präparaten waren die gelben Chromatophoren der Epidermis, sowie die der Kutis verhältnismäßig stark geballt. In Figg. 72—74 sind die Chromatophoren der unteren Pigmentlage der Kutis bei einem Kontrolltier (Fig. 72), bei einem Gelbtier (Fig. 73) und einem Grüntier (Fig. 74) wiedergegeben, nach sechswöchigem Aufenthalt in den Aquarien. Beim Kontrolltier sehen wir die stärkste Ballung der gelben und schwarzen Chromatophoren, beim Grüntier eine etwas geringere Ballung beider und beim Gelbtier eine mäßige Expansion beider. Ich möchte besonderen Wert darauf legen, daß der Ballungs- bzw. Expansionsgrad der Melanophoren dem der Xanthophoren im großen und ganzen parallel geht.

Bei *Crenilabrus roissali* waren bei Rottieren die roten und gelben Chromatophoren stark expandiert, beim Grüntier kontrahiert; die Me-

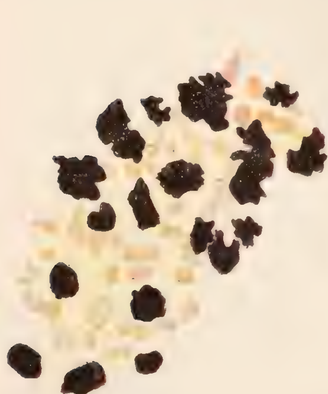


Fig. 72.

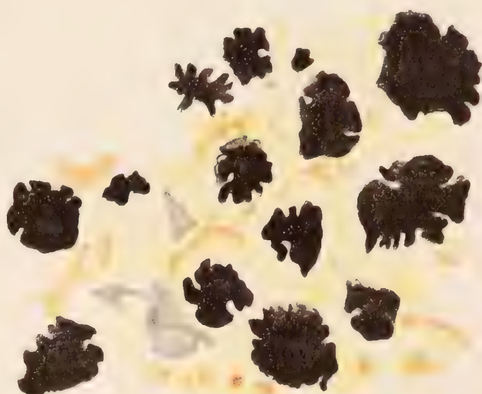


Fig. 73.



Fig. 74.

Fig. 72—74. *Phoxinus laevis.* Chromatophoren nach 6-wöchigem Aufenthalt in einem ungefärbten (Fig. 72), in einem gelben (Fig. 73) und in einem grünen Aquarium (Fig. 74). (Nach v. FRISCH.)

lanophoren waren bei 3 Rottieren gleichfalls expandiert (bei drei anderen mittel expandiert), beim Grüntier kontrahiert. Das Kontrolltier zeigte Kontraktion der Melanophoren, an manchen Stellen der Erythrophoren dagegen meistens Expansion der Xanthophoren.

In einer zweiten Arbeit hat v. Frisch (35) die genannten *Crenilabrus*-Arten (*Cr. ocelatus* und *Cr. roissali*) nach der gleichen Methodik in rotem, gelbem, grünem und blauem Licht untersucht. Bei *Crenilabrus ocelatus* zeigten die Rot-, Gelb- und Grüntiere einen rötlich-gelben Farbenton, dagegen behielten die Blautiere ihre ursprünglich-grüne Färbung bei. Die Blautiere hatten gegenüber den grünen Kontrolltieren einen bläulichen Ton angenommen. Die mikroskopische Untersuchung sorgfältig fixierter Hautstücke ergab bei Kontrolltieren (auf grauem Grunde gehaltene Tiere) mittelstarke Expansion der roten und gelben Chromatophoren. Blautiere zeigten maximale Kontraktion der farbigen Pigmentzellen, Rottiere starke Expansion, Gelbtiere ziemlich starke Expansion, aber etwas weniger als bei den Rottieren. Ueber das Verhalten der Melanophoren sind keine Angaben gemacht, sie sind wohl auch nur vereinzelt vorhanden. Aehnlich waren auch die Versuchsergebnisse an *Crenilabrus roissali*. Die mikroskopischen Befunde lauten: Blautiere starke bis maximale Kontraktion der farbigen Chromatophoren, Rottiere starke bis maximale Expansion, Gelbtiere von fünf bei zweien starke Retraktion, 2 mittelstarke, 1 starke Expansion, Grüntiere ziemlich starke Kontraktion. Bei allen Blautieren und 2 Grüntieren ist der diffuse blaue Farbstoff sehr vermehrt.

Die Tiere zeigen, soweit man überhaupt von Farbenanpassung reden kann, eine mehr oder weniger gute Annäherung an die Beleuchtungsfarbe, aber niemals eine komplementäre Farbenanpassung. Worauf ich aber besonderen Wert legen möchte, das ist die Tatsache, daß es in allen Versuchen niemals gelungen ist, eine genaue Farbenanpassung zu erzielen. Insbesondere haben die Tiere im roten Licht niemals eine rein rote, im gelben Licht niemals eine rein gelbe Farbe gezeigt, auch bei Grüntieren und Blautieren war der Unterschied nur ein gradueller, indem die Blautiere einen etwas bläulicheren grünen Farbenton zeigten. Dem entspricht auch das mikroskopisch festgestellte Verhalten der Chromatophoren, indem die roten und gelben Chromatophoren von verschiedenfarbigen Lichtern zwar verschieden stark, aber beide Arten von demselben Licht gleich stark zur Expansion oder Retraktion gebracht werden. Es ist niemals gelungen, im roten und gelben Licht nur die roten oder die gelben Chromatophoren allein zur Expansion zu bringen. Aus diesen Gründen halte ich mich berechtigt, die Beobachtungen v. Frischs in anderem Sinne zu interpretieren, als es der Autor tut. Da der Expansionszustand der Chromatophoren der Ruhe und der Retraktionszustand ihrer Tätigkeit entspricht, so folgt aus den Versuchen v. Frischs, daß rotes Licht keinen Reiz zur Retraktion der farbigen Chromatophoren darstellt, gelbes einen schwachen, grünes einen ziemlich starken und blaues Licht den stärksten Reiz darstellt. Oder allgemeiner formuliert, die langwelligen Lichter wirken nicht oder nur schwach, die kurzwelligen Lichter dagegen stark, und zwar ist die Wirkung um so intensiver, je kürzer die Wellenlänge ist. Damit ist aber noch nicht bewiesen, wie ich (Fuchs, 40) bereits früher ausgeführt habe, daß die Farben als

solche das Entscheidende sind, sondern wir wissen, daß der Gehalt an photochemisch wirksamer Energie mit der Abnahme der Wellenlänge zunimmt. Die reizende Wirkung der verschiedenfarbigen Lichter geht also genau parallel ihrem Gehalt an photochemischer Energie, so daß selbst die Versuche v. Frischs nicht als ein Beweis für die Anpassung der Fische an die Beleuchtungsfarbe angesehen werden können.

10. Beeinflussung des Farbenwechsels durch die Augen.

Wir haben nun im Folgenden zu untersuchen, welche Rolle das Auge für die koloratorischen Wirkungen des Lichtes spielt. Denn wenn auch, wie im Vorhergehenden gezeigt wurde, das Licht selbst ohne Vermittlung der Augen auf die Chromatophoren einwirken kann, ob direkt oder durch Vermittlung des Nervensystems, ist wenigstens bei Fischen nicht entschieden, da sichere Versuche über Ausschaltung der Nervenendorgane bei Fischen nicht vorliegen, so darf daraus nicht gefolgert werden, daß beim freilebenden Tier die Augen nicht einer der ausschlaggebendsten Faktoren für den Farbenwechsel sind. Die zahlreichen Versuche, welche über diese Frage vorliegen, haben diese Auffassung auch vollauf bestätigt.

Die ersten Versuche an doppelseitig geblendeten Exemplaren von *Rhombus* und *Gobius* stellte Pouchet (78, 80) an, der fand, daß *Rhombus* nach der Operation eine mittlere dunkle Färbung zeigte, die nicht so dunkel war als jene, welche normale Tiere auf dunklem Grunde erkennen lassen. Diese mittlere Färbung kann sich unbedeutend ändern, die Ursachen für diese Veränderungen sind aber von Pouchet nicht genauer untersucht worden. Die Dunkelfärbung nach doppelseitiger Blendung wurde von Steinach (106, 107) an Forellen und Aalen, sowie von Mayerhofer (70) am Hecht, von Franz (39) an jungen Schollen beobachtet. Dagegen gibt Steinach (106, 107) an, daß er an 2 Goldbutten (*Pleuronectes platessa*) keine Dunkelfärbung nach Exstirpation beider Augen beobachtet habe. Diese zwei negativen Resultate können aber nicht als beweisend angesehen werden, denn die Versuchstiere waren nicht frisch gefangene Tiere, sondern aus dem Berliner Aquarium nach Prag versandt worden, so daß diese negativen Versuche nichts beweisen, zumal keine Angaben darüber gemacht sind, ob diese Tiere überhaupt noch den normalen Farbenwechsel vor der Operation zeigten.

Auch an freilebenden Tieren, die zufällig die Augen verloren hatten, wurde die dunkle Färbung beobachtet, so von Lode (68) an Forellen und von Semper (99) an einem amerikanischen Zwergwels, dem ein Teleskopfisch beide Augen ausgebissen hatte. Bei diesem geblendeten Tier war aber nach einigen Monaten die dunkle Färbung soweit zurückgegangen, daß es sich kaum von einem normalen Tier unterschied, nur der Rücken und die Flossen schienen noch dunkler als normal zu sein.

Mit Sempers Beobachtungen ganz übereinstimmende Resultate erhielt auch v. Frisch (31) nach doppelseitiger Exstirpation der Augen bei Pfrillen und Karauschen. Daß es sich beim Erfolg der Enukleation nicht um die Wirkungen von Nebenverletzungen handelt, bewies v. Frisch dadurch, daß Loslösung der Bulbi aus der Augenhöhle ohne Opticusdurchschneidung keine Farbenveränderung

bewirkt, ebensowenig wie Eröffnung der Schädelhöhle oder Verletzung des Gehirnes bei Karauschen. Dagegen tritt nach Opticusdurchschneidung, sowie nach isolierter Durchschneidung des Chiasmas (vollkommene Kreuzung) Verdunklung der Versuchstiere ein. Partielle Augenverletzungen (Abtragung der Cornea und Iris) bewirken nur mäßige Verdunklung, entsprechend der dabei eintretenden Schädigung des inneren Auges. Auch Verkleben der Augen führt bei Forellen eine allerdings nicht maximale Verdunklung herbei.

Bezüglich der Wiederkehr der normalen Färbung bzw. Aufhellung konnte aber v. Frisch weitgehende Unterschiede beobachten, ja es kann vorkommen, daß einzelne Pfrillen heller werden als normale Kontrolltiere, während andere immer dunkel bleiben. Gewöhnlich ist aber bei Pfrillen eine Woche nach der Blendung die normale Färbung zurückgekehrt. Jedoch besteht insofern ein Unterschied zwischen normalen und geblendeten Tieren, als normale Tiere unter den gleichen Versuchsbedingungen untereinander ziemlich gleich gefärbt sind, während geblendete Tiere untereinander große Färbungsdifferenzen aufweisen, trotz der gleichen Versuchsbedingungen, da die wichtigsten regulatorischen Einflüsse fehlen, nämlich die durch die Augen vermittelten. Bei Salmoniden (*S. fario* und *salvelinus*) hält die Dunklung länger an als bei Pfrillen, sie geht erst nach 1—2 Monaten vorüber, Saiblinge scheinen die normale Färbung aber rascher wiederzuerlangen.

Das Verhalten geblendeter Tiere gegenüber Licht ist nur von v. Frisch (32, 34, 35) genauer untersucht worden, wenn wir vom Verhalten der Versuchstiere auf verschiedenem Untergrund hier absehen wollen, da das Verhalten der Untergrundreaktion blinder Tiere später behandelt werden wird.

Zwar hatte Mayerhofer (70) angegeben, daß geblendete Hechte keine Veränderung ihrer Farbe zeigen, wenn sie im Dunkelzimmer oder im direkten Sonnenlicht sich befinden; in beiden Fällen sind sie gleich gefärbt. Aber dieses Resultat, dessen Analyse nicht möglich ist, weil genauere Angaben über die Versuchsbedingungen fehlen, darf keineswegs verallgemeinert werden, wie die Versuche von v. Frisch lehren. Geblendete Pfrillen hellen sich beim Aufenthalt im Dunkeln bereits nach 1—3 Minuten auf, bei geblendeten Karauschen verläuft die Aufhellung etwas langsamer; im Licht wird *Phoxinus* binnen $^1/_2$—3 Minuten stark dunkel. Diese Dunklung durch Licht wird von v. Frisch auf die Erregung des Parietalorgans durch Licht bezogen. An Pfrillen beobachtete v. Frisch, daß bei Wiederholung der Versuche, wenn die Pfrillen vorher lange am Licht gestanden haben, dann die durch die neue Belichtung hervorgebrachte Dunkelfärbung des Tieres intensiver ist als vorher. Am frisch operierten Tier ist der durch Verdunklung und Belichtung hervorzurufende Farbenwechsel nicht so prompt wie später. Zur Auslösung der beschriebenen Reaktion ist aber keineswegs eine vollständige Verdunklung notwendig, es genügt eine Aenderung der Intensität des Lichtes; auf diese Intensitätsschwankungen bezieht v. Frisch auch die Erscheinung, daß blinde Karauschen und Pfrillen an sonnigen Tagen sehr dunkel, samtschwarz sind mit lebhaften Schillerfarben, während sie am Abend oder an trüben Tagen blaß, wie sehende Tiere sind.

Bei *Perca fluviatilis* ist dieser Farbenwechsel geblendeter Tiere zwar bei manchen Exemplaren zu beobachten, bei anderen aber nicht, bei Forellen ist er nur sehr schwach angedeutet, ebenso bei Aalen. Dagegen zeigt *Crenilabrus pavo* nach seiner Blendung (v. Frisch, 34) eine starke Aufhellung im Dunkeln und Verdunklung im Licht. Für die Lichtreaktion der Pfrillen hat v. Frisch das Parietalorgan als maßgebend nachgewiesen, für die anderen ist aber dieser Beweis von v. Frisch nicht geführt worden, wohl aber hat v. Frisch (34) den Nachweis erbracht, daß bei *Crenilabrus* rein lokale Lichtwirkungen vorliegen. Wie die ohne Mitwirkung der Augen und des Parietalorgans vorhandenen Reaktionen auf Licht zu erklären sind, ist eine noch der Lösung harrende Frage.

Dagegen haben alle Versuche v. Frischs (34, 35) eindeutig ergeben, daß sämtliche geblendeten Tiere (*Phoxinus laevis*, *Crenilabrus roissali*, sowie dessen Variation *quinquemaculatus* und *Crenilabrus ocellatus*) absolut keine Farbenanpassung an die verschiedenen Reizlichter zeigen, so daß eine Farbenanpassung, soweit man überhaupt von einer solchen reden kann, wie im Vorangehenden ausgeführt wurde, nur durch die Augen vermittelt wird. Zwar scheint es in einer Versuchsreihe (34) an *Crenilabrus roissali*, als ob auch bei blinden Tieren eine allerdings geringfügige Farbenanpassung vorhanden gewesen wäre, aber die genaue Untersuchung hat ergeben, daß es sich wohl um zufällige, schon vor dem Versuch vorhanden gewesene Differenzen in der Pigmentierung gehandelt haben dürfte.

Die Frage, ob das Licht einen Einfluß auf die Pigmentbildung ausübt, wurde von Mayerhofer (70) und Sećerov (96) an geblendeten Hechten und Bartgrundeln zu lösen versucht. An geblendeten im Licht gehaltenen Grundeln trat nach Šećerovs Beobachtungen eine Pigmentierung der normal nicht pigmentierten Bauchseite ein. Auch bei Hechten fand Mayerhofer das Gleiche, indem die normalerweise gegen die Bauchseite zu verlaufenden dunklen Querbänder allmählich immer mehr und mehr gegen die Bauchseite vorrücken und sich mit denen der Gegenseite vereinigen können. Die an den blinden Tieren auf der Bauchseite aufgetretenen Querbänder (Fig. 63) stellen eine Fortsetzung der bei normalen sehenden Tieren an den Seiten vorhandenen Bänder dar. Dagegen zeigen geblendete Hechte, die mehrere Monate im Dunkelzimmer gehalten wurden, keine Pigmentierungen der Bauchseiten. Im Gegenteil, es trat sogar an den früher beim normalen Tier gefärbten Hautstellen ein Abblassen der Färbung ein, das von Mayerhofer nicht auf eine Retraktion des Pigmentes in den Chromatophoren bezogen wird, weil bei Belichtung des Versuchstieres keine Expansion des Pigmentes zu beobachten war. Auf Grund der mikroskopischen Beobachtung nimmt Mayerhofer an, daß es sich um eine Rückbildung des Pigmentes handelt. Im Gegensatz zu diesen Befunden stehen die Beobachtungen von v. Frisch (31), der an geblendeten Pfrillen, Karauschen und Forellen keine Pigmentierung der Bäuche finden konnte, so daß unbedingt neue Versuche zur Entscheidung dieser Frage angestellt werden müssen. Ebensowenig konnte v. Frisch (34) an geblendeten *Crenilabrus* eine sichere Vermehrung der farbigen Pigmentzellen durch längeres Halten im farbigen Licht nachweisen.

Wir haben im folgenden das Verhalten nur einseitig geblendeter Fische bei Belichtung und Verdunklung zu studieren. Pouchet (80),

der einseitige Blendungen (Abtragung eines Auges) an *Gobius* und *Rhombus* ausgeführt hatte, konnte nach diesem Eingriff keinen Erfolg auf die Färbung der Versuchstiere und deren Farbenwechsel konstatieren, zu dem gleichen Ergebnis führten die Versuche von Steinach (106, 107) an *Pleuronectes platessa* und *Salmo* (*fario?*, Forelle, deren Art nicht bestimmt ist), Mayerhofer (70) an *Esox lucius*, *Cottus gobio*, *Perca fluviatilis*, Šećerov (96) an der Bartgrundel und van Rynberk (89) an *Rhomboidichthys* sowie *Solea*. Dagegen berichtet Semper (99), daß ein japanischer *Makropode*, der im Kampfe mit seinen Aquariengenossen ein Auge verloren hatte, sonst aber keine Störung aufwies, allmählich immer dunkler wurde und vollkommen dunkel blieb bis zu seinem Tode. Da ein genauer anatomischer Befund bei diesem Tier aber nicht erhoben wurde, so läßt sich über die Ursachen der Dunklung des ganzen Körpers keine sichere Angabe machen, da ja noch andere Nebenverletzungen vorhanden gewesen sein konnten.

Die zuletzt angestellten Versuche v. Frischs (31) über die Wirkung einseitiger Blendung (Exstirpation oder Verkleben eines Auges) haben zu anderen Ergebnissen geführt. Forellen (v. Frisch verwendete Bachforellen, während Steinach Seeforellen untersuchte), zeigen nach Exstirpation eines Auges zunächst eine rasch vorübergehende Dunklung des ganzen Körpers, aber bereits nach wenigen Sekunden tritt eine Dunklung der kontralateralen Körperhälfte ein, was nach v. Frisch durch die totale Sehnervenkreuzung der Fische erklärt wird. Diese einseitige Verdunklung wurde bis zu 6 Monaten beobachtet, obwohl die Intensität der Dunklung zu verschiedenen Zeiten wechseln kann. Aber die Ergebnisse der einseitigen Blendung sind bei der Karausche und Pfrille nicht dieselben wie bei der Forelle, trotzdem auch diese Fische eine totale Sehnervenkreuzung besitzen, denn Karausche und Pfrille zeigen nach einseitiger Blendung keine kontralaterale Dunklung, weshalb v. Frisch bei diesen Fischen Kommissurenverbindungen innerhalb des Gehirnes annimmt, ohne aber über den Ort dieser Kommissuren eine Angabe zu machen. Bei Tieren, die nach einseitiger Blendung Färbungsunterschiede zeigen, ist die Reaktion der Chromatophoren auf einen Wechsel der Belichtung aber auf beiden Seiten vorhanden, in der Dunkelheit sind beide Seiten gleich hell gefärbt, aber der Färbungsunterschied der beiden Seiten stellt sich wieder ein, wenn das Tier belichtet wird. Es besteht ferner insoweit eine Verschiedenheit der Reaktion auf beiden Seiten, als bei Belichtung oder psychischen Reizen die für gewöhnlich dunklere Seite langsamer reagiert als die normale. Diese Differenz der Reaktionsgeschwindigkeit läßt sich meiner Meinung nach ohne weiteres verstehen, da ja für gewöhnlich der Reizeffekt bei gekreuzten Reflexen auf der kontralateralen Seite schwächer zu sein pflegt als auf der gleichnamigen Seite, die vom Reiz direkt getroffen wird; ferner sind durch die einseitige Blendung auch die Erregungen, durch welche sonst Hemmungen der einen Seite überwunden werden, weggefallen, so daß auf der dunklen Seite die Hemmungen stärker sind als auf der normalen. Dadurch wird ein jeder Reiz auf der normalen Seite eine intensivere Reaktion bewirken als auf der abnorm gehemmten.

Saiblinge zeigen nach einseitiger Blendung ein ähnliches Verhalten wie Forellen, nur sind die Unterschiede der Färbungen auf

beiden Seiten weniger ausgesprochen, was wohl damit zusammenhängen dürfte, daß Saiblinge überhaupt einen geringeren Farbenwechsel als die Forellen haben.

Nach den Untersuchungen von Bauer über die Wirkung einer teilweisen Lackierung der Augen an Crustaceen (siehe daselbst) war es interessant, ähnliche Versuche auch an Fischen anzustellen. An Forellen konnte v. Frisch (31) konstatieren, daß eine Verklebung der unteren Augenhälften eine starke Verdunklung der Versuchstiere hervorruft, ebenso wie ein dunkler Untergrund; dagegen hat eine Verklebung der oberen Augenhälften keine Dunklung zur Folge. Bei Fischen ist also eine gewisse Dorsiventralität der beiden Netzhauthälften vorhanden, die bei der von Bauer untersuchten *Idotea* (siehe Crustaceen) fehlt. Die Deutung dieses Gegensatzes sucht v. Frisch damit zu geben, daß *Idotea* im freilebenden Zustand bald den Rücken, bald den Bauch der Wasseroberfläche, also dem Lichte, zuwendet, so daß bald die obere oder untere Netzhautpartie beleuchtet wird, während die Forelle stets die obere Netzhautpartie (entsprechend der unteren Augenhälfte) dem Grunde zukehrt, während die untere Netzhauthälfte vom Lichte getroffen wird. Die nach Verklebung der unteren Augenhälften bei gleichzeitiger Belichtung der oberen Augenhälften auftretende Verdunklung ist intensiver, als wenn beide Augen vollständig verklebt werden. Es handelt sich um ein Resultat, das sich vollständig mit dem von Bauer an *Idotea* beobachteten deckt. Selbst die Verklebung der unteren Augenhälfte eines Auges genügt, um eine intensive Dunklung des ganzen Tieres hervorzubringen, wobei auch noch Färbungsdifferenzen der beiden Seiten hervortraten, wie bei der Enukleation eines Auges. Ferner wirkt Verklebung eines ganzen Auges stärker verdunkelnd als Verklebung beider Augen. Wird dagegen bei einem Tier, dessen eines Auge vollständig verklebt ist, die obere Hälfte des zweiten Auges verklebt, so ist es heller, als wenn beide Augen verklebt werden. Wird dagegen bei einem durch Verkleben eines Auges einseitig geblendeten Tiere die untere Hälfte des zweiten Auges verklebt, so wird es dunkler als nach vollständiger Verklebung beider Augen.

Alle diese Erscheinungen sollen nach v. Frischs Anschauungen durch Hemmungsvorgänge im Gehirn bedingt sein, aber v. Frisch hat es gänzlich unterlassen, seine Versuchsbefunde im einzelnen auf Grund seiner Annahme von zentralen Hemmungen zu erklären, was gar nicht so leicht ist. Es bedarf sehr komplizierter Hypothesen, wenn wir mit den einzelnen Beobachtungen bei einem Erklärungsversuch nicht in Widerspruch geraten wollen. Verhältnismäßig am einfachsten erscheint mir folgende Erklärung. Die Chromatophoren stehen unter der tonischen Erregung des Kolorationszentrums in der Medulla oblongata, das die Impulse zur Retraktion des Pigmentes aussendet. Die Intensität dieser Impulse wird geregelt durch ein paariges Hemmungszentrum, das vielleicht im Zwischen- oder Mittelhirn liegt. Mit diesem Hemmungszentrum sind nun die Netzhäute so verbunden, daß die Verdunkelung der oberen Netzhauthälfte (entsprechend der unteren Augenhälfte) erregend auf das Hemmungszentrum wirkt, d. h. dessen Wirkung verstärkt. Die Größe der Erregung, welche von der verdunkelten oberen Netzhauthälfte zum Hemmungszentrum geleitet wird, hängt aber ab von der

Kontrastwirkung der sich in der Netzhaut abspielenden Erregungsvorgänge, sie ist durch den Simultankontrast bestimmt. Die untere Netzhauthälfte hat keine direkte Verbindung mit dem Hemmungszentrum und Kolorationszentrum, da ihre Ausschaltung keine Farbenveränderung hervorruft, sie kann nur durch Kontrastwirkung die Größe der von der oberen Netzhauthälfte ausgehenden koloratorischen Impulse beeinflussen. Außerdem ist aber nötig, noch anzunehmen, daß jede obere Netzhauthälfte mit den Hemmungszentren der beiden Seiten (oder einem bilateral wirkenden) verbunden ist in der Weise, daß die Hemmung auf der zur Netzhaut gehörigen Körperhälfte (kontralaterale) größer ist als auf der anderen. Mit Hilfe dieser komplizierten Hypothesen sind wir allerdings imstande, die von v. Frisch beobachteten Erscheinungen vollkommen zu erklären.

Im Anschluß an die koloratorischen Wirkungen einseitiger oder partieller Blendungen verdienen auch die Beobachtungen von Ritzema Bos (84) erwähnt zu werden. Sobald bei Pleuronectiden die beiden Augen auf derselben Seite gelegen sind, verliert die augenlose Körperseite ihre Pigmentzellen. Bei einer *Pleuronectes* (*Platessa*) *flesus* war das eine Auge auf seiner Wanderung nur bis an die dorsale Seite des Kopfes gelangt. Die augenlose Seite des Körpers ist nicht so flach wie beim normalen Tier; die rechte (normale) Körperseite zeigt die gewöhnliche Färbung und Farbenwechsel, dagegen ist die linke Körperseite größtenteils dunkel, fast schwarz. und zeigt keinen Farbenwechsel. Nur der vordere Abschnitt des Rückens, der sich unmittelbar an den Kopf anschließt, zeigt eine hellere Farbe und Chromatophorenfunktion. Die linke Seite des Kopfes ist bis auf die Kiemenspalte ganz weiß wie bei einer normalen Flunder. Wenn also die Wanderung des einen Auges von der Unter- nach der Oberseite vor Erreichung des Endzieles an einem Punkt zum Stillstand kommt, so bleibt die Entfärbung der Unterseite aus.

11. Die koloratorische Wirkung des Untergrundes.

a) Die Helligkeit des Untergrundes.

Schon die Analyse der Effekte partieller Augenverklebungen führt uns zu dem bereits vielfach gestreiften Problem der Untergrundwirkung auf die Fischfärbung, welche von einer großen Reihe von Forschern studiert worden ist. Bereits der erste Untersucher dieser Frage, Stark (105), fand, daß *Leuciscus phoxinus* (Pfrille), *Gasterosteus aculeatus*, *Cobitis barbatula* und *Perca fluviatilis* in einer weißen Schüssel sehr hell wurden, während sie in einer schwarzen Schüssel sehr dunkel wurden. Eine Dunklung trat auch ein, wenn ein die Versuchstiere enthaltendes Glasgefäß auf ein schwarzes Tuch gestellt wurde. Allerdings hat Stark bei seinen Versuchen nicht die besondere Wirkung des Untergrundes hervorgehoben, sondern die eintretende Färbung nur als Anpassung an die Umgebung bezeichnet. Dagegen hat bereits Shaw (100) wenige Jahre später betont, daß Lachse, die sich an einer Stelle des Flusses ruhig hielten, immer die Farbe des Untergrundes zeigen; schwimmen sie an eine andere Stelle, dann nehmen sie allmählich eine entsprechende Färbung an. Auch der Versuch mit schwarzen und weißen Becken wurden angestellt, wobei eine Uebereinstimmung der Färbung „mit der Farbe der Oberfläche eintritt, auf der der Fisch lebt“. Damit war die Anpassung der Fisch-

färbung an die Farbe des Untergrundes bereits im Jahre 1838 vollkommen klar ausgesprochen.

Die Anpassung der Fische an die Helligkeit des Grundes ist von fast allen Autoren, die diese Frage an den verschiedensten Fischen geprüft haben, gefunden worden, und zwar werden die Fische auf einem hellen Grund hell und auf einem dunklen Grund dunkel. Es wurden folgende Teleostier untersucht: *Perca fluviatilis* (DE VESCOVI, 110), *Crenilabrus melops* (GAMBLE, 41), *Esox lucius* (MAYERHOFER, 70), *Leuciscus phoxinus* (DE VESCOVI, 110), *Phoxinus laevis* (LEYDIG, 64), *Mugil cephalus* (DE VESCOVI, 110), *Cobitis barbatula* (DE VESCOVI, 110), *Rhombus* (POUCHET, 78, 80), *Solea impar, monachir, vulgaris, Kleinii* (VAN RYNBERK, 89; FRANZ, 30), *Rhomboidichthys* (VAN RYNBERK, 89), *Pleuronectes maximus* (VAN RYNBERK, 91), *Gasterosteus aculeatus* (DE VESCOVI, 110), *Gobius capito* (DE VESCOVI, 110; POUCHET, 80), *Gobius Ruthensparri* (HEINCKE, 45), *Blennius Montagui* (POUCHET, 80; DE VESCOVI, 110), *Scorpaena porcus* (DE VESCOVI, 110), *Nemachilus barbatula* (ŠEĆEROV, 96; V. FRISCH, 34).

Allerdings geben die verschiedenen Autoren an, daß nicht alle Arten gleich stark und gleich schnell auf den Untergrund reagieren, so z. B. reagieren nach VAN RYNBERK (89) *Solea vulgaris* und *Solea Kleinii* viel schwächer auf den Untergrund als *Solea impar* oder *monachir*. Andererseits ist die Reaktion bei *Rhombus* eine sehr rasche (POUCHET, 80), besonders rasch soll sie bei den am Grunde lebenden Fischen sein, aber auch beim Hecht ist sie nach MAYERHOFERS (70) Beobachtungen sehr rasch, denn auf hellem Grund und bei Beleuchtung mit direktem Sonnenlicht tritt die Aufhellung bereits nach $^1/_2$—1 Minute ein. Die Reaktion ist um so rascher, je intensiver der Kontrast zwischen den beiden belichteten und nicht belichteten Netzhauthälften ist. Auf die Geschwindigkeit, mit der die Anpassung an den Untergrund stattfindet, ist die Uebung von großem Einfluß, wie POUCHET (78) zuerst gezeigt hat. Ein *Rhombus*, der längere Zeit auf weißem Sandboden gelebt hatte, brauchte 4 Tage, um sich einem dunkelbraunen Grunde anzupassen; bei öfterer Wiederholung der Anpassungsversuche auf hellem und dunklem Untergrund wurde die dazu erforderliche Zeit immer kürzer, bis endlich zur Anpassung an den dunklen Grund nur noch 2 Stunden erforderlich waren. VAN RYNBERK (89) bestätigt die Angaben POUCHETS für verschiedene Pleuronectiden, die frisch gefangen einen langsameren Farbenwechsel haben, als nach einiger Uebung, denn die Anpassung eines dunklen frisch gefangenen Tieres an einen hellen Untergrund (Marmorboden) beanspruchte zuerst 3 Tage; nach einiger Uebung brauchte das Tier nur noch einige Minuten, ja sogar Sekunden.

Bei den Färbungsveränderungen, die ein dunkler Untergrund hervorbringt, handelt es sich nicht immer um ein diffuses Dunkelwerden der Fische, sondern es kann sich dabei auch um Zeichnungsänderungen handeln, denn beim Hecht (MAYERHOFER, 70) bewirkt ein dunkler Untergrund eine Zunahme der Dunkelheit der grünen Querbänder, während die zwischen den Bändern gelegenen Hautpartien abblassen. Ferner hat SUMNER (108) (in einer mir leider im Original nicht zugänglichen Arbeit) beschrieben, daß Pleuronectiden auf einem homogenen dunklen Grunde eine mehr gleichmäßig dunkle Färbung annehmen, während auf einem gesprenkelten Boden verschiedene Zeichnungen auftreten, je nach der feineren oder gröberen

Textur des Bodens, aber das „Muster auf der Haut bleibt annähernd dasselbe, gleichgültig, welche Zeichnung man dem Boden gibt“. Es wurde schon bei den Ausführungen über die normale Fischzeichnung erwähnt, daß Zeichnungen auch durch verschieden starken Tonus der Chromatophoren in einzelnen Hautbezirken bedingt sein können. Wenn nun ein Tier, das solche Zeichnungen normalerweise hat, auf einen dunklen oder hellen Grund kommt, dann reagieren die tonisch verschieden innervierten Zellen auch verschieden stark, so daß die Zeichnung bald stärker, bald undeutlicher hervortritt. Mayerhofer (70) hat an abgezogenen Hautstücken durch mikroskopische Beobachtung festgestellt, daß die Zahl der Chromatophoren in den dunklen Bändern des Hechtes die gleiche ist wie in den hellen Zwischenräumen.

b) Die Farbe des Untergrundes.

Auch die Frage, ob die Fische sich der Farbe des Untergrundes anzupassen vermögen, ist vielfach untersucht worden und von der Mehrzahl der Autoren bejaht worden. Zuerst wurde die Anpassung an einen farbigen Grund von Heincke (45) an *Gobius Ruthensparri* untersucht. Obwohl Heincke aus seinen Versuchen den Schluß zieht, daß sich ein Versuchstier der Farbe des Grundes anpaßt, so ist diese Deutung der Beobachtungen doch sehr einzuschränken. Denn Heincke sah nur auf rotem Grunde ein Rötlichwerden der Tiere, weil sich die schwarzen Chromatophoren mehr retrahiert hatten als die gelben und roten, während auf blauem und hellgrünem Grund die Fische durchscheinend werden, wegen der Kontraktion aller Chromatophoren und deshalb in der Farbe des Grundes erscheinen. Da Heincke keine Messungen der Lichtintensitäten des Grundes angestellt hat, so kann er nicht angeben, ob es sich in seinen Versuchen nicht nur um Reaktionen auf verschiedene Helligkeiten des Grundes handelt, die mit einer Farbenanpassung absolut nichts zu tun haben. Sećerov (96) war durch sehr mangelhafte Versuche gleichfalls zu dem Resultat gekommen, daß seine Versuchstiere (*Nemachilus barbatula*) sich wenigstens innerhalb gewisser Grenzen an die Farbe des Grundes anzupassen vermögen, ja Šećerov geht sogar so weit, an isolierten Hautstücken eine Anpassung an die Farbe des Grundes zu behaupten, weil Hautstücke, die er lange genug im Licht auf gelbem Papier liegen ließ, eine gelbliche Färbung annahmen. Ich habe schon bei Behandlung der Fragen über die Pigmentbildung hervorgehoben, daß es sich hier um Fäulniserscheinungen handeln dürfte, aber niemals um eine Farbenanpassung an den Grund. Neuerdings hat v. Frisch (34) auch den experimentellen Nachweis gebracht, daß Šećerovs Behauptung über die Farbenanpassung isolierter Hautstücke absolut unrichtig ist, daß das Gelbwerden der Melanophoren nur durch Fäulnis bedingt ist.

Auch Gambles (41) Versuche an *Crenilabrus melops*, *Gobius* und Larven von *Lepidogaster* haben keine Beweise für die Anpassung der Fischfarben an die Farben des Untergrundes erbracht, denn die beobachteten Farbenreaktionen sieht Gamble selbst nur als Reaktionen der Versuchstiere auf einen hellen oder dunklen Untergrund an. Ebensowenig kann van Rynberks (91) Angabe, daß sich *Pleuronectes maximus* der Farbe des Grundes anpaßt, irgendwie als

beweisend angesehen werden, denn die beschriebenen Farbenveränderungen der Tiere sind nur geringe, die allein durch verschiedene Expansions- bzw. Retraktionsgrade der Melanophoren bedingt werden können, ferner fehlt auch in VAN RYNBERKS Versuchen jeglicher Beweis dafür, daß es sich bei seinen Beobachtungen nicht um Reaktionen auf die Helligkeit des Grundes handelt, und endlich hat VAN RYNBERK selbst gezeigt, daß für die Vollkommenheit der Farbenanpassung seiner Versuchstiere die vom Grunde vermittelten Tastempfindungen sehr wesentlich sind, da durch das Ueberdecken des Sandgrundes mit einer Glasplatte die Farbenanpassung nicht mehr genügend ist; es zeigt dann das Versuchstier einen deutlichen Unterschied gegenüber dem Grunde.

Erst die Versuche von v. FRISCH (33, 34, 36) haben mit einer exakteren Versuchstechnik sich bemüht, den Nachweis zu erbringen, daß sowohl Pfrillen, Bartgrundeln als auch *Crenilabrus* eine Anpassung an die Farbe des Grundes zeigen, die nicht als Reaktion auf die Helligkeit des Grundes angesehen werden kann. Ich selbst (FUCHS, 40) kann v. FRISCH nur insoweit beipflichten, daß die von ihm besonders an Pfrillen beobachteten Erscheinungen der Farbenanpassung bis zu einem gewissen Grade von der Helligkeit des Grundes unabhängig zu sein scheinen, daß aber auch v. FRISCHs Versuche keinen bindenden Beweis dafür erbracht haben, daß es sich dabei tatsächlich nur um eine Anpassung an die Farbe des Grundes handelt.

In seinen ersten Versuchen über Anpassung an die Farbe des Grundes verwendete v. FRISCH (34) farbige Papiere, deren Helligkeiten nicht bestimmt worden sind. Seine Versuchsergebnisse lauten dahin, daß die Pfrillen auf rotem oder gelbem Grund eine Expansion ihrer gelben und roten Chromatophoren zeigen, daß andererseits ein grüner, blauer oder violetter Grund nicht anders als ein grauer Grund von bestimmter Helligkeit wirkt. Die gleichen Ergebnisse lieferten auch Versuche, in denen an Stelle der farbigen Papiere Farblösungen als Untergrund verwendet wurden. Es ist also v. FRISCH nicht einmal gelungen, auf gelbem Grund nur die gelben und auf rotem Grund nur die roten Chromatophoren allein zur Expansion zu bringen, wenn wir von der Wirkungslosigkeit der übrigen Farben ganz absehen. Es hat also die Pfrille nicht einmal innerhalb der Grenzen, wo eine Farbenanpassung wegen des Vorhandenseins entsprechend gefärbter Chromatophoren möglich wäre, sich der Färbung des Grundes angepaßt. Da namentlich die Helligkeit des farbigen Grundes auch als Fehlerquelle mit in Betracht kommen könnte, so hat sich v. FRISCH (33, 36) bemüht, diesen Fehler bei neuerlichen Versuchen möglichst auszuschalten, wobei er folgendermaßen verfuhr. Es wurde eine Reihe gelber Papiere von gleicher Farbenqualität, aber verschiedener Helligkeit hergestellt, deren Helligkeit so verschieden war, daß eine Pfrille, wenn sie von dem dunkelgelben auf das hellere gesetzt wurde, sich deutlich aufhellte und beim Versetzen auf ein dunkler gelbes Papier sich verdunkelte. Dann wurde ein graues Papier ausgesucht, das der Helligkeit des zu prüfenden gelben Papieres entsprach, indem die Pfrille beim Versetzen vom gelben Papier auf das graue und umgekehrt keine Helligkeitsänderungen zeigt. Die Pfrillen expandieren nun bei längerem Verweilen auf allen gelben Papieren, gleichgültig, wie hell sie sind, stets ihre farbigen

Pigmentzellen, während sie auf dem grauen Papier stets kontrahiert sind. Auch in dem Falle, wo auf einem grauen und gelben Papier die Pfrillen zunächst gleich hell sind, wo also v. Frisch gleiche Helligkeit der beiden Papiere annimmt, wird die Pfrille nach längerem Verweilen auf dem gelben Papier rot gefärbt, während auf dem grauen Papier keine Rotfärbung eintritt. „Die Expansion der roten Pigmentzellen ist also innerhalb weiter Grenzen unabhängig vom Helligkeitswert des Untergrundes und allein abhängig von seinem Farbwert.“

Ich habe bereits an anderer Stelle (Fuchs, 40) ausgeführt, daß dieser Schluß nicht streng bewiesen ist, soweit er sagt, es bestehe eine Abhängigkeit vom „Farbwert“. Um diese Frage diskutieren zu können, muß zunächst hervorgehoben werden, daß alle Untergrundreaktionen, gleichgültig ob auf Helligkeiten oder auf Farben an sehenden Tieren vorhanden sind, an geblendeten aber vollkommen fehlen, also durch die Augen vermittelt werden (Pouchet, 78; van Rynberk, 91; v. Frisch, 33, 34). Die abweichenden Angaben von Sečerov (96, 97) sind offenbar durch zufällige Versuchsfehler, bzw. Zufälligkeiten bedingt.

Wir haben also zu untersuchen, welche Qualitäten des gelben Untergrundes eine Erregung der Netzhaut hervorbringen können. Diese letztere ist abhängig von der Helligkeit, vielleicht von der Farbe, also Wellenlänge, sowie von ihrem Gehalt an photochemisch wirksamer Energie, wenn wir die thermischen Strahlen außer acht lassen. Die Intensität der Erregung ist also eine sehr komplizierte Summe von Wirkungen. Der Gehalt an photochemischer Energie nimmt ab mit der Zunahme der Wellenlänge; also ist in einem gleich hellen Gelb eine geringere photochemische Energie als in einem gleich hellen Grau; es kann demnach die vom Grau ausgelöste Reizung gerade noch hinreichen, um neben den Melanophoren auch noch die schwerer reagierenden farbigen Chromatophoren zur Retraktion zu bringen, während der gelbe Grund nur so stark reizend wirkt, daß zwar die Melanophoren, aber nicht mehr die farbigen Pigmentzellen retrahiert werden. Denn daran müssen wir festhalten, daß der Expansionszustand der Ruhe und der Retraktionszustand der Erregung der Chromatophoren entspricht. Da nun der Gehalt an photochemischer Energie nicht einfach proportional der Helligkeit ist, so können selbstverständlich sehr verschiedene Grau zu einer Retraktion aller Chromatophoren ausreichen, während verschieden helle Gelb zwar verschiedene Retraktionszustände der Melanophoren bewirken, aber für die farbigen Chromatophoren sind alle Gelb noch unterschwellige Reize. Dieser Einwand ist in den Versuchen v. Frischs (36) nicht widerlegt, und darum kann es nicht als bewiesen gelten, daß der „Farbwert“ des Grundes die „Farbenanpassung“ bedingt. Zudem wird wohl niemand behaupten wollen, daß eine extreme Expansion der roten Chromatophoren eine Farbenanpassung an einen gelben Grund darstellt. Auf Grund aller Versuche komme ich zu dem Ergebnis, daß eine wirkliche Farbenanpassung an die Farbe des Grundes bisher noch nicht beobachtet worden ist.

Eine sehr interessante Abänderung der Untergrundreaktion hat Buytendijk (15) an Tarbutten beobachtet. Wenn man ein Tier, dem ein Auge exstirpiert worden ist, auf einen hellen oder dunklen

Untergrund bringt, so paßt es sich in der bereits geschilderten Weise der Helligkeit des Grundes an. Exstirpiert man nun, nachdem die Anpassung an den Untergrund erfolgt ist, das zweite Auge, so tritt keine Veränderung der Färbung auf. Die Tiere bleiben nun wochenlang trotz doppelseitiger Blendung so gefärbt, wie es der Anpassung an den Untergrund vor der zweiten Operation entsprach. Buytendiijk glaubt, diese Erscheinung damit erklärt zu haben, wenn er annimmt, daß die Verdunklung des Gesichtsfeldes keinen Reiz darstellt. Diese einfache Annahme widerspricht aber so vielen Tatsachen, insbesondere den Ergebnissen der Versuche von v. Frisch (31) über die partielle Verklebung der Augen, welche den Schlüssel zur Lösung des Untergrundproblems enthalten.

Literatur.

(Fische.)

1. ***Ballowitz, E.,*** *Die Innervation der Chromatophoren, mit Demonstration von Zeichnungen und Präparaten. Verhandl. d. Anat. Ges. a. d. 7. Vers. in Göttingen, 1893.*
2. *— Ueber die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen. Biol. Ctbl., Bd. 13 (1893).*
3. *— Die Nervenendigungen der Pigmentzellen, ein Beitrag zur Kenntnis des Zusammenhanges der Endverzweigungen der Nerven mit dem Protoplasma der Zellen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 56 (1893).*
4. ***Barreswil,*** *Sur le blanc d'ablette qui sert à la fabrication des perles fausses. Compt. rend. hebd. des séances de l'Acad. des Sc. Paris, T. 53 (1861).*
5. ***Bateson, W.,*** *On two cases of colour-variation in flat-fishes illustrating principles of symmetry. Proc. of the gener. meetings for scientific business of the Zool. Soc. of London, 1894.*
6. ***Bauer, Victor,*** *Ueber die tonische Innervation der Pigmentzellen bei Plattfischen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 24, Literatur 1910.*
7. ***Bethe, Albrecht,*** *Ueber die Silbersubstanz in der Haut von Alburnus lucidus. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 20 (1895).*
8. ***Biedermann, W.,*** *Ueber den Farbenwechsel der Frösche. Arch. f. d. ges. Physiol. des Menschen u. d. Tiere, Bd. 51 (1892).*
9. ***La Blanchère de,*** *Sur les changements de coloration produits chez les poissons par les conditions d'habitat. Compt. rend. hebd. des séances de l'Acad. des Sc. Paris, T. 75 (1872).*
10. ***Bolk, L.,*** *Ueber die segmentale Anordnung der Melanoblasten bei jungen Teleostiern. Verhandl. d. Anat. Ges. a. d. 22. Vers. in Berlin, 1908.*
11. *— Beobachtungen über Entwicklung und Lagerung von Pigmentzellen bei Knochenfisch-Embryonen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 75 (1910).*
12. ***Borcea, J.,*** *Sur l'origine du cœur, des cellules vasculaires migatrices et des cellules pigmentaires chez les Téléostéens. Compt. rend. hebd. des séances de l'Acad. des Sc. Paris, T. 49 (1909).*
13. ***Brücke, Ernst,*** *Anatomische Untersuchungen über die sogenannten leuchtenden Augen bei den Wirbeltieren. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jahrg. 1845.*
14. ***Buchholz, Reinhold,*** *Ueber die Mikropyle von Osmerus eperlanus. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., 1863.*
15. ***Buytendiyk, F. J. J.,*** *Ueber die Farbe der Tarbutten nach Exstirpation der Augen. Biol. Ctbl., Bd. 31 (1911).*
16. ***Cavalié, M.,*** *Les chromoblastes du tégument externe dorsal de Torpedo Galvani. Compt. rend. hebd. des séances et Mém. de la Soc. de Biol., Vol. 56, Ann. 1904, T. 1.*
17. ***Coste,*** *Nidification des épinoches et des épinochettes. Mém. présentés par divers savants à l'Acad. des Sc. de l'Inst. national de France. Sc. math. et phys., T. 10, Paris 1848.*
18. ***Crisp, Edwards,*** *On the change of colour in the common trout (Salmo fario). Proc. of the scientif. meetings of the Zool. Soc. of London, 1864.*
19. ***Cunningham, J. T.,*** *An experiment concerning the absence of color from the lower side of flat-fishes. Zool. Anz., Jahrg. 14, 1891.*

20. **Cunningham, J. F.** and **Mac Munn, C. A.,** *On the coloration of the skin of fishes, especially of Pleuronectidae. Philos. Transact. of Roy. Soc. of London, B. Vol. 184 (1893).*
21. **Eberth,** *Die Nerven der Chromatophoren. Verhandl. d. Anat. Ges. a. d. 7. Vers. in Göttingen, 1893.*
22. — *und* **Bunge, R.,** *Die Nerven der Chromatophoren bei Fischen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 46 (1895).*
23. **Ehrenberg, C. G.,** *Notwendigkeit einer feineren mechanischen Zerlegung des Gehirns und der Nerven vor der chemischen, dargestellt aus Beobachtungen. Zusatz über normale Kristallbildung im lebenden Tierkörper. Ann. d. Phys. u. Chem., Bd. 28 (1833).*
24. **Emery, Carlo,** *Le specie del genere Fierasfer nel golfo di Napoli. Fauna und Flora d. Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte, Bd. 2 (1880).*
25. **Ewald, A.,** *und* **Krukenberg. C. Fr. W.,** *Ueber Besonderheiten der Guaninablagerung bei Fischen. Ztschr. f. Biol., N. F. Bd 1; der ganzen Reihe Bd. 19 (1883).*
26. **Eycleshymer, Albert C.,** *The development of chromatophores in Necturus. The Amer. Journ. of Anat., Vol. 5 (1906).*
27. **Franz, V.,** *Beobachtungen am lebenden Selachierauge. Jena. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 41 (1906).*
28. — *Die biologische Bedeutung des Silberglanzes in der Fischhaut. Biol. Ctbl., Bd. 27 (1907).*
29. — *Die Struktur der Pigmentzelle. Ebenda, Bd. 28 (1908).*
30. — *Zur Physiologie und Pathologie der Chromatophoren. Ebenda, Bd. 30 (1910).*
31. **v. Frisch, Karl,** *Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut, Arch f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 138 (1911).*
32. — *Ueber den Einfluß der Temperatur auf die schwarzen Pigmentzellen der Fischhaut. Biol. Ctbl., Bd. 31 (1911).*
33. — *Ueber den Farbensinn der Fische. Verhandl. d. Deutsch. zool. Ges. 21. Jahresversammlung in Basel 1911.*
34. — *Ueber farbige Anpassung bei Fischen. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. d. Tiere, Bd. 32 (1912).*
35. — *Ueber Farbenanpassung des Crenilabrus. Ebenda, Bd. 33 (1912).*
36. — *Sind die Fische farbenblind? Ebenda.*
37. **Fuchs, R. F.,** *Vergleichende Untersuchungen über die Muskelstarre. I. Totenstarre. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 4 (1904).*
38. — *Zur Physiologie der Pigmentzellen. Biol. Ctbl., Bd. 26 (1906).*
39. — *E. Hertels (Jena) Untersuchungen über die Wirkung von Lichtstrahlen auf lebende Zellen. Ebenda, Bd. 27 (1907).*
40. — *Die physiologische Funktion des Chromatophorensystemes als Organ der physikalischen Wärmeregulierung der Poikilothermen. Sitz.-ber. d. Physik.-med. Societät in Erlangen, Bd. 44 (1912).*
41. **Gamble, F. W.,** *The relation between light and pigment-formation in Crenilabrus and Hippolyte. Quarterly Journ. of microsc. Sc., Vol. 55 New Ser. (1910).*
42. **Gloger, Constantin Lambert,** *Schlesiens Wirbeltier-Fauna, Breslau 1833.*
43. **Golovine, E.,** *Études sur les cellules pigmentaires des vertébrés. Ann. de l'Inst. Pasteur, T. 21 (1907).*
44. **Haacke, Wilhelm,** *Ueber Wesen, Ursache und Vererbung von Albinismus und Scheckung und über deren Bedeutung für vererbungstheoretische wnd entwicklungsmechanische Fragen. Biol. Ctbl., Bd. 15 (1895).*
45. **Heincke, Fr.,** *Bemerkungen über den Farbenwechsel einiger Fische. Schrifen des Naturwiss. Ver. f. Schleswig-Holstein, Bd. 1 (1875).*
46. **Hertel, E.,** *Einiges über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 6 (1907).*
47. **Holt, Ernest W. L.,** *Studies in Teleostean morphology from the marine laboratory at Cleethorpes. Proc. of the gener. meetings for scientific business of the Zool. Soc. of London, 1894.*
48. **Joly, N.,** *Observations sur les métamorphoses des poissons osseux en général et particulièrement sur celle d'un petit poisson chinois du genre Macropode. Compt. rend. hebd. des séances de l'Acad. des Sc. Paris, T. 75 (1872).*
49. **Kammerer, Paul,** *Bastardierung von Flußbarsch (Perca fluviatilis L.) und Kaulbarsch (Acerina cernua L.). Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 23 (1907).*
50. **Kapelkin, W.,** *Die biologische Bedeutung des Silberglanzes der Fischschuppen. Biol. Ctbl., Bd. 27 (1907).*
51. **Knauthe, Karl,** *Zur Biologie der Fische. Zool. Anz., Jahrg. 14 (1891).*
52. — *Ichthyologische Mitteilungen II. Ebenda.*

53. **Knauthe, Karl**, *Meine Erfahrungen über das Verhalten von Amphibien und Fischen gegenüber Kälte. Ebenda.*
54. — *Ueber Melanismus bei Fischen. Ebenda, Jahrg. 15 (1892).*
55. **Kölliker, A.**, *Histologisches über Rhinocryptis (Lepidosiren) annectens Pet. Würzb. naturwiss. Ztschr., Bd. 1 (1860).*
56. **Lehmann, Adalbert**, *Ueber sympathische Färbung und die Pigmentbildung bei Barsch und Forelle. Inaug.-Diss. d. vet.-med. Fakultät Bern, 1906.*
57. **Leydig, Franz**, *Ueber die Haut einiger Süßwasserfische. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 3 (1851).*
58. — *Anatomisch-histologisehe Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1853.*
59. — *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, Frankfurt a. M. 1857.*
60. — *Die Hautdecke und Schale der Gastropoden nebst einer Uebersicht der einheimischen Limacinen. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 42, Bd. 1 (1876).*
61. — *Pigmente der Haut und Iris. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. 22 (1889).*
62. — *Integument brünstiger Fische und Amphibien. Biol. Ctbl., Bd. 12 (1892).*
63. — *Zum Integument niederer Wirbeltiere abermals. Ebenda.*
64. — *Blaufarbiger Wasserfrosch; Leuchtflecke der Ellritze. Der zool. Garten, Jahrg. 33 (1892).*
65. — *Zur Kenntnis der Legeröhre des Bitterlings. Ebenda.*
66. — *Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. Zool. Jahrb.. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 8 (1895).*
67. **List, Joseph Heinrich**, *Zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische (Labriden). Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 45 (1887).*
68. **Lode, Alois**, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Farbenwechsels der Fische. Sitz.-ber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. zu Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. 99, Abt. 3, Jahrg. 1890.*
69. **Mandoul, H.**, *Sur la cause des colorations changeants des téguments. Compt. rend. hebd. des séances de l'Acad. des Sc. Paris, T. 135 (1902).*
70. **Mayerhofer, Franz**, *Farbwechselversuche am Hechte (Esox lucius L.). Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 28 (1909).*
71. **Möbius**, *Fische von Mauritius. Schriften d. Naturwiss. Ver. f. Schleswig-Holstein, Bd. 2 (1876).*
72. **Müller, H.**, *Bewegungserscheinungen an ramifizierten Pigmentzellen in der Epidermis. Würzburger naturwiss. Ztschr., Bd. 1, 1860.*
73. **Neudörfer, Arthur**, *Versuche über die Anpassung von Süßwasserfischen an Salzwasser. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 23 (1907).*
74. **O.**, *Einiges über den Stichling (Gasterosteus aculeatus). Uebersetzt aus: Magazine for natural history No. 14 Stark. Some account of Gasterosteus aculeatus. Frorieps Notizen a. d. Geb. d. Natur- u. Heilk., Bd. 28 (1830).*
75. **Ogneff, J. F.**, *Ueber die Veränderungen in den Chromatophoren bei Axolotlen und Goldfischen bei dauernder Lichtentbehrung und Hungern. Anat. Anz., Bd. 32 (1908).*
76. **Peters** *in: Bericht über die Fortschritte der mikroskopischen Anatomie in den Jahren 1839 und 1840 von K. B. Reichert. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jahrg. 1841, S. CCXI.*
77. **Popoff, M.**, *Fischfärbung und Selektion. Biol. Ctbl., Bd. 26 (1906).*
78. **Pouchet, M. G.**, *Du rôle des nerfs dans les changements de coloration des poissons. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. norm. et pathol. de l'homme et des animaux, T. 8 (1872).*
79. — *Sur les rapides changements de coloration provoqués expérimentalement chez les Crustacés et sur les colorations bleues des poissons. Ebenda.*
80. — *Des changements des colorations sous influence des nerfs. Ebenda, 1876.*
81. **Prowázek, S.**, *Beitrag zur Pigmentfrage. Zool. Anz., Bd. 23 (1900).*
82. **Rathke, H.**, *Zur Fauna der Krym. Mém. présentés à l'Acad. impériale des Sc. de St. Petersbourg, T. 3 (1837).*
83. **Regnard, P.**, *De l'action des chromoblastes chez la carpe et la tanche. Compt. rend. hebd. de la Soc. de Biol. Paris, T. 5, Sér. 9, Année 1893.*
84. **Ritzema, Bos J.**, *Einige Bemerkungen über Pleuronectiden. Biol. Ctbl., 1886/87.*
85. **Rosenthal, J.**, *Die Physiologie der Atembewegungen und der Innervation derselben. In: L. Hermanns Handb. d. Physiol., Bd. 4, Teil 2, Leipzig 1882.*
86. **Rubner, Max**, *Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung, Leipzig u. Wien 1902.*
87. **van Rynberk, G.**, *Sur les dessins cutanés des vertébrés par rapport à la doctrine ségmentale. Arch. Ital. de Biol., T. 44 (1905).*

88. **van Rhynberk, G.**, *I disegni cutanei dei vertebrati in rapporto alla dottrina segmentale. Arch. di Fisiol., Vol. 3 (1905) (Sep.-Abdr.).*
89. — *Ricerche sperimentali sulla metameria nel sistema nervoso simpatico. I. La innervazione pigmentomotrice. Ebenda, 1906. Zit. nach G. van Rynberk, Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere. Ergeb. d. Physiol., Jahrg. 5 (1906).*
90. — *Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sogenannte chromatische Hautfunktion). Ergeb. d. Physiol., Jahrg. 5 (1906).*
91. — *Kleinere Beiträge zur vergleichenden Physiologie. Ctbl. f. Physiol., Bd. 24, Literatur 1910.*
92. **Schneider, Guido,** *Farbenvariationen des Flußbarsch (Perca fluviatilis). Korrespondenzblatt d. Naturf.-Ver. zu Riga, Bd. 51 (1908).*
93. **Schnitzlein,** *Der Glanz der Fischschuppen. Kl. Mitteil. in Pharmaceutisches Ctbl. f. 1837, Jahrg. 8.*
94. **Schöndorff, Albert,** *Ueber den Farbenwechsel bei Forellen. (Ein Beitrag zur Pigmentfrage.) Inaug.-Diss. d. philos. Fakultät Bern, 1903.*
95. **Schulze, Franz Eilhard,** *Epithel und Drüsenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 3 (1867).*
96. **Šećerov, Slavko,** *Farbenwechselversuche an der Bartgrundel (Nemachilus barbatula L.). Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 28 (1909).*
97. — *Weitere Farbwechsel- und Hauttransplantationsversuche an der Bartgrundel (Nemachilus barbatula L.). Ebenda, Bd. 33 (1912).*
98. **Semper, Carl,** *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere, Bd. 39/40 d. Internat wiss. Bibliothek. Leipzig 1880.*
99. — *Beobachtungen aus den Aquarien des neuen Zoologischen Institutes. Arb. a. d. Zool.-zoot. Inst. in Würzburg, Bd. 10 (1895).*
100. **Shaw, John,** *Versuche über die Entwicklung und das Wachstum der Lachsbrut, vom Auskriechen aus dem Ei bis zum Alter von 7 Monaten. Frorieps Neue Notizen a. d. Geb. d. Natur- u. Heilk., Bd. 6 (1838).*
101. **v. Siebold, C. Th. E.,** *Die Süßwasserfische von Mitteleuropa, Leipzig 1863.*
102. **Solger, B.,** *Zur Struktur der Pigmentzelle. Zool. Anz., Jahrg. 12 (1889).*
103. — *Nachtrag zu dem Artikel „Zur Struktur der Pigmentzelle". Ebenda, Jahrg. 13 (1890).*
104. — *Ueber pigmentierte Zellen und deren Zentralmasse. Mitt. a. d. Naturwiss. Ver. f. Neu-Vorpommern und Rügen in Greifswald, Jahrg. 22 (1891).*
105. **Stark, J.,** *Ueber den Farbenwechsel bey Fischen. Isis, Jahrg. 1832.*
106. **Steinach, Eugen,** *Ueber Farbenwechsel bei niederen Wirbeltieren bedingt durch direkte Wirkung des Lichtes auf die Pigmentzellen. Ctbl. f. Physiol., Jahrg. 1891.*
107. — *Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris. 2. Mitteil. Ueber die direkte motorische Wirkung des Lichtes auf den Sphincter pupillae bei Amphibien und Fischen und über die denselben aufbauenden glatten Muskelfasern. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 52 (1892).*
108. **Sumner, Francis B.,** *The adjustment of flat-fishes to various backgrounds. Journ. of exper. Zool., Vol. 10 (1911). Zit. nach Ctbl. f. Bioch. u. Biophys., Bd. 12. (1912).*
109. **Verril, A. E.,** *Nocturnal and diurnal changes in the colors of certain fishes and of the squid (Loligo) with notes on their sleeping habits. The Amer. Journ. of Sc., Ser. 4, Vol. 3, Vol. 153 (1897).*
110. **de Vescovi, Pietro,** *Nota preliminare sulle funzioni cromatiche dei pesci. Atti del Reale Istituto Veneto di Sc., Lettre ed Arti, Tomo 4, Ser. 6 Venezia 1885/86.*
111. **Vogt, C.,** *Embryologie des Salmons, in L. Agassiz, Histoire naturelle des poissons d'eau douce de l'Europe centrale, Neuchâtel 1842.*
112. **Voit, Carl,** *Ueber die in den Schuppen und der Schwimmblase von Fischen vorkommenden irisierenden Kristalle. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 15 (1865).*
113. **Weber, Max,** *Anatomisches über Trichonisciden, zugleich ein Beitrag zur Frage nach der Bedeutung der Chromatophoren, Pigmente und verzweigten Zellen der Hautdecke. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 19 (1881).*
114. **Wenckebach, K. F.,** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 28 (1886).*
115. **Wiener, Otto,** *Farbenphotographie durch Körperfarben und mechanische Farbenanpassung in der Natur. Ann. d. Phys. u. Chem., N. F. Bd. 55 (1895).*
116. **v. Wittich,** *Ueber den Metallglanz der Fische. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jahrg. 1854.*
117. **v. Zeynek, Rich.,** *Ueber den blauen Farbstoff aus den Flossen des Crenilabrus pavo. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 34 (1901/02).*
118. — *Idem. Ebenda, Bd. 36 (1902).*

119. *Zimmermann, Ueber die Kontraktion der Pigmentzellen der Knochenfische. Verhandl. d. Anat. Ges. a. d. 7. Vers. in Göttingen, 1893.*

120. — *Studien über die Pigmentzelle. I. Ueber die Anordnung des Archiplasma in den Pigmentzellen der Knochenfische. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 41 (1893).*

III. Amphibien.

A. Einleitung.

Bevor wir in die systematische Behandlung der einzelnen Fragen des Farbenwechsels der Amphibien eintreten, soll eine kurze historische Uebersicht über die Entwicklung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete gegeben werden.

Ob der Farbenwechsel der Amphibien den Naturforschern der früheren Jahrhunderte gänzlich unbekannt war, ist nicht zu entscheiden. Aber so viel ist sicher, daß die erste wissenschaftliche Beschreibung dieser Erscheinung sich erst bei ROESEL VON ROSENHOF (104) findet in seiner wissenschaftlich wie künstlerisch gleich wundervollen Historia naturalis ranarum nostratium, welche 1758 in Nürnberg erschienen ist. Allerdings erwähnt VAN RYNBERK (105), daß bereits VALLISNIERI 1715 in einem Anhang zu seiner Istoria del Camaleonte ein Bräunlichwerden der Frösche beschreibt, das er auf eine veränderte Stimmung des Nervensystems zurückführt. Leider habe ich diese Stelle beim Durchlesen des VALLISNIERIschen Buches wohl übersehen, so daß ich mich auf VAN RYNBERKS Zitat stützen muß.

ROESEL VON ROSENHOF hat die Farben der um Nürnberg freilebenden Frösche und Kröten sehr eingehend beschrieben und abgebildet und erwähnt auch besonders die Farbenveränderungen, welche die Froschlarven während ihrer Metamorphose durchmachen, daß die ursprünglich schwarzen Larven der *Rana temporaria* später braun werden und helle Punkte erhalten. Besonders auffallend waren ROESEL die „bedeutenden" Farbenveränderungen des Laubfrosches nach der Laichzeit, „dabei legt der Frosch seine Haut ab", und „das tun auch die freilebenden Frösche alle Tage". Auch bei den Laubfröschen werden die ursprünglich dunklen Larven immer heller und zeigen am Rücken immer deutlicher die grüne Färbung. Ebenso erwähnt ROESEL die schön grüne Färbung von *Rana esculenta* nach der Paarung, während sie außer dieser Zeit bald heller, bald dunkler ist. Endlich hat er auch bei *Bufo variabilis* Farbenveränderungen beschrieben, die durch die Häutung bedingt sein sollen.

Kaum 10 Jahre später hat PALLAS (97) den Farbenwechsel von *Rana variabilis* (offenbar *Bufo variabilis* oder *viridis*) beschrieben und ihn mit dem des Chamäleons verglichen — et ad illustranda ea, quae in Chamaeleonte miramur, phoenomena mutationis colorum insigniter faciant. Ihm war auch die Farbenveränderung auf mechanische Reize bekannt, denn er berichtet: Posteaquam vero contactu sese inquietam sensit, toto corpore inflari visa est et albus color simul in cinereum (aschgrau) divertissimum mutabatur, persistente tamen macularum virore atque fulvetudine verrucarum. Offenbar hat PALLAS, von VALLISNIERI beeinflußt, auch bei Kröten das Aufblähen als

Ursache des Farbenwechsels angesehen, außerdem ist es aber interessant, zu erfahren, daß Pallas bereits Zeichnungen unterschied, die beim Farbenwechsel sich nicht änderten. Auch der Einfluß der Belichtung, Temperatur und Trockenheit der Haut auf die Färbung ist Pallas nicht entgangen, wie nachstehendes Zitat beweist: Alteram deinde adhuc majorem colorem alterationem efficere solebat Solis ardor, quem maxime aversabatur atque fugiebat animal, et qui constrictione forsitan pororum atque siccitate cutis inducta, totius sensim corporis variegati colorem mutabat in uniformem cinereum, cum visibili animalis detrimento et inquietudine, omnique pulchritudinis extinctione. Aber auch den Einfluß des Nervensystems, bezw. des Schlafes erwähnt Pallas: Primum enim ... somni tempore macularum color viridis abitat in supra memoratum cinereum, persistente simul naturali inter maculas albedine, ut virorem istum solo animalis vigilantis vigori vitali attribuendum esse diceres.

Auch Schneider (106) hat den Farbenveränderungen der Amphibien große Aufmerksamkeit geschenkt. Vor allem waren auch diesem Forscher die starken Farbenveränderungen zur Zeit der Geschlechtsperiode aufgefallen, die er gleichfalls mit der Häutung in Zusammenhang bringt. Von *Rana esculenta* berichtet er: Pulcherrimus vero corporis color per tempora coitus efflorescere, idemque depositis exuviis enitscere solet. Und von *Calamita arboreus* (wohl *Bufo calamita?*) sagt er: Colorem viridem post coitum, et pullus nondum adultus saepius, cum cute mutat. Auch der Einfluß der Jahreszeit auf die Färbung ist Schneider bekannt, denn *Bufo viridis*, der im Winter in der Erde lebt, hat seine grüne Fleckenzeichnung verloren — nec ullum macularum viridium vestigium aderat. Außerdem ist aber auch die Feuchtigkeit und Aufblähung der Haut von größter Bedeutung für die Färbung. Vero similius est colorem ranarum mirum in modum in cute humida et effuso muco lubrica vel sicca variari, diversum etiam per cutem, humore absorpto tumidam vel inspirato largiter aëre sufflatam, color transparere debet.

Ferner möchte ich von den älteren Forschern noch Gloger (52) erwähnen, welcher in seiner Wirbeltierfauna Schlesiens viele Farbenvarietäten beschreibt, doch scheint er Beobachtungen über den Farbenwechsel nicht angestellt zu haben, aber er hat die wichtige biologische Bedeutung der Färbungsprobleme erkannt, indem er schreibt: „Schon allein Untersuchungen über die Art und mitwirkenden Umstände des Abänderns der Färbung und Zeichnung unserer Amphibien nach Alter und Jahreszeit und nach allen wechselnden äußeren Verhältnissen könnte jahrelangen Stoff zu einer Beschäftigung liefern, deren Ergebnis ebenso wichtig und einflußreich für die systematische Feststellung der Formen, wie für die Physiologie und Lebensgeschichte dieser Geschöpfe ausfallen müßte.“

Endlich seien noch auf die Beschreibungen des Farbenwechsels von Duméril und Bibron (22) hingewiesen, welche gleichfalls die Veränderungen der Farbe während der Geschlechtsperiode und unter besonderen äußeren Einflüssen erwähnen.

Eine neue Vertiefung hat die Chromatophorenforschung erst erfahren, nachdem die histologischen Elemente der Färbung, die Pigmentzellen, bei den Amphibien festgestellt worden waren, welches Verdienst unzweifelhaft Ascherson (2) gebührt, der die „verästelten Pigmentzellen“ bei *Rana temporaria* und *esculenta* beschrieb, deren

verschiedenen Formen (Kugelform oder Verästelung) er für verschiedene „Entwicklungsstadien“ der Zellen ansah. Er unterschied bereits die weißen Pigmentzellen der Bauchseite, zwischen denen sich vereinzelte schwarze Pigmentzellen vorfinden. Aber eine Erklärung des Farbenwechsels brachte diese Arbeit nicht. Dies blieb erst einer vollkommen unbeachtet gebliebenen kurzen Mitteilung POUCHETS (99) vorbehalten, der die Struktur der Haut des Laubfrosches einer genauen mikroskopischen Beobachtung unterzog und fast alle für den Farbenwechsel der Amphibien wesentlichen Punkte der Hautstruktur bereits im Prinzip erkannt hatte. Er fand, daß die Haut zwei Lagen von Farbzellen enthält, eine oberflächliche und eine tiefe, von denen die oberflächliche Schicht aus kleinen, im Lichte lebhaft glänzenden polyedrischen Plättchen besteht, während die tiefer gelegene Schicht dicker ist und das dunkle Pigment enthält, das Strahlen- oder Pinselform zeigt und mit seinen feinen Verzweigungen in den Maschen des Hautnetzes endigt. Der Farbenwechsel des Laubfrosches, den POUCHET mit jenem des Chamäleons und der anderen Saurier vergleicht, kommt dadurch zustande, daß die dunklen Pigmentbüschel der unteren Lage sich gegen die Oberfläche zu ausdehnen und die kleinen Elemente der oberflächlichen Lage verdecken. Dadurch wird das Tier dunkel, durch Zurückziehen der Fortsätze in die tiefen Lagen wird das Tier wieder hell.

Aber bereits vor POUCHETS histologischer Arbeit hatte AXMANN (4) begonnen, den Farbenwechsel der Frösche experimentell zu studieren (die Versuche waren bereits 1846 und 1847 ausgeführt worden), und den Einfluß des Nervensystems auf den Farbenwechsel der Frösche festzustellen versucht. Durchschneidung der Ischiadicuswurzeln zwischen Spinalganglion und Zutrittsstelle des Ramus communicans führt Erblassen der Haut herbei, dagegen ist die Durchtrennung des Ramus communicans, sowie die Durchschneidung der vorderen und hinteren Wurzeln zentral vom Ganglion ohne Färbungserfolg, weshalb AXMANN annimmt, daß vom Spinalganglion ständig trophische Einflüsse auf die Chromatophoren ausgeübt werden, nach deren Wegfall eine trophische Störung der Chromatophoren eintritt, welche zu einem Schwinden der Fortsätze führt. Da sich auch sonst Veränderungen der Haut (Oedeme) eingestellt haben, so ergibt sich, daß hier komplizierte pathologische Prozesse vorlagen, welche die richtige Deutung der AXMANNschen Versuche unmöglich machen.

BRÜCKE (15) gebührt das Verdienst, das zweite wichtige Element der Färbung die „Interferenzzellen“ bei *Hyla* genauer studiert zu haben und das Auftreten der grünen Farbe auf diese Zellen zurückgeführt zu haben, da ihm auch der gelbe Farbstoff bekannt war. Aber eine genauere Analyse des Farbenwechsels der Frösche hat er nicht durchgeführt.

Unabhängig von BRÜCKES Beobachtungen hat HARLESS (58) seine Untersuchungen über den Farbenwechsel von *Hyla* angestellt, welche in vieler Beziehung schwere Irrtümer enthalten; HARLESS unterscheidet schwarze, gelbe und lichtbraune Chromatophoren und erkennt ganz richtig, daß beim Farbenwechsel das Verdecken der gelben Chromatophoren eine wichtige Rolle spielt, aber über den Mechanismus des Farbenwechsels hegt er ganz falsche Vorstellungen, indem er den blaßbraunen Interferenzzellen einen flüssigen Inhalt zuschreibt, dessen Schichtendicke durch elastische Kräfte der

Zelle verändert wird und so verschiedene Interferenzfarben erzeugt. Weniger irrig sind seine Vorstellungen von den Gestaltveränderungen der schwarzen Pigmentzellen, von deren Bewegungen das Gelb- und Dunkelwerden der Haut abhängt. Diese Bewegungen der Chromatophoren stehen unter dem Einfluß des Nervensystems, da bei Zerstörung des Rückenmarkes und Gehirns an Stelle des Grün eine schmutzig-ockergelbe Farbe auftritt. Lokale elektrische Hautreizungen bringen Aufhellung hervor.

Viel wertvoller sind die Arbeiten v. Wittichs (129, 130) über den Farbenwechsel der Frösche, die gleichzeitig mit der von Harless erschienen. Zunächst wird nachgewiesen, daß es gelbe Pigmentzellen und gesonderte Zellen, in denen die Interferenzkörnchen enthalten sind, gibt. Diese letzteren Zellen sind in der Rückenhaut nur spärlich zu finden, dagegen in der Bauchhaut sehr häufig, wo sie den metallischen Silberglanz erzeugen. Wenn auch die Beziehungen der Interferenzkörner zu den gelben Chromatophoren nicht richtig erfaßt wurden, indem v. Wittich beide — gelbes Pigment und Interferenzkörner — auf verschiedene Zellen verteilte, so hat doch bereits v. Wittich einen Zusammenhang zwischen beiden Zellarten angenommen, indem er die Meinung aussprach, daß die Interferenzzellen aus den gelben Chromatophoren entstehen, mithin beide Zellen verschiedene Entwicklungsstufen einer gemeinsamen Zellform darstellen. Endlich ist noch die tiefstgelegene Schicht der verzweigten dunklen Pigmentzellen vorhanden. Die grüne Färbung der Frösche ist keine Interferenzfarbe, wie Brücke annahm, sondern sie rührt von trüben Medien her, die durch die Epidermis und gelbe Chromatophorenschicht gebildet werden, wodurch die dunklen Pigmentzellen blau erscheinen und mit den davorliegenden gelben Zellen die grüne Subtraktionsfarbe geben. Denn der gelbe Farbstoff kann durch Alkohol aus der Haut extrahiert werden, weshalb ältere Spirituspräparate von grünen Fröschen bläulich gefärbt erscheinen. Ueberdeckt man diese Präparate mit gelbem Seidenpapier, so tritt wieder die ursprüngliche grüne Farbe auf.

Aber auch der experimentellen Erforschung des Farbenwechsels wandte sich v. Wittich mit gleich großem Erfolg zu, so daß seine Versuche als die Grundlage unserer Kenntnisse vom Farbenwechsel der Amphibien anzusehen sind. Er stellte den aufhellenden Einfluß des Lichtes und psychischer Reize fest, die aufhellende Wirkung elektrischer Reizung der Haut und Nerven. Aber trotz der Beeinflussung der Chromatophoren vom Zentralnervensystem kommt den Pigmentzellen doch auch eine funktionelle Selbständigkeit zu, da selbst isolierte Hautstücke eine mechanische, elektrische und photische Reizbarkeit in hohem Maße eine Zeitlang bewahren.

Gleichzeitig mit den grundlegenden Untersuchungen v. Wittichs erschienen die auf Veranlassung von Virchow (119) ausgeführten Versuche von Lothar Meyer (90), welche die irrtümlichen Anschauungen Axmanns widerlegten, daß das Verschwinden der Fortsätze der dunklen Pigmentzellen nach Nervendurchschneidung ein Zeichen der Atrophie sei, sondern Meyer nahm wie v. Wittich an, daß es sich um Pigmentbewegungen innerhalb der Zellen handle. Ferner wurde der regulierende Einfluß des sympathischen

Nervensystems auf die durch das Licht hervorgebrachten Farbenveränderungen erkannt.

Einen weiteren Fortschritt bedeutet die Arbeit von Busch (16), nicht etwa deshalb, weil er an Froschlarven und Tritonenlarven die amöboide Natur der schwarzen Pigmentzellen festgestellt zu haben glaubte, sondern vor allem deshalb, weil er zuerst den Einfluß des Blutkreislaufes auf den jeweiligen Ballungszustand der Pigmentzellen erkannt hatte. Die volle Bedeutung dieses Faktors wurde aber erst durch die ganz hervorragenden Arbeiten des genialen Joseph Lister (82, 83) klargestellt, der sich ganz entschieden gegen die damals herrschende Anschauung von der amöboiden Natur der Pigmentzellen wendet und überzeugend nachzuweisen versucht, daß alle bisher als amöboide Formveränderungen betrachteten Erscheinungen auf Strömungen des Pigmentes innerhalb der Zellen zurückzuführen sind, da es ihm gelang, pigmentfreie bzw. nur mit spärlichen Pigmentresten versehene Fortsätze zu beobachten. Ferner hat Lister den ballenden Einfluß der Unterbrechung des Blutkreislaufes in einer Reihe scharfsinniger Experimente nachgewiesen und in diesem Faktor auch die Ursache der postmortalen Pigmentballung erkannt. Lister richtete dann vor allem sein Augenmerk auf den Einfluß des zentralen Nervensystems auf den Farbenwechsel der Frösche. Durch Exstirpation der Augen zeigte er, daß es sich bei dem durch Licht hervorgebrachten Farbenwechsel um einen durch die Augen auf dem Wege der Opticusbahn vermittelten Reflex handle. Das Zentralnervensystem übt nach Listers Auffassung einen hemmenden Einfluß auf die Chromatophoren aus, welche nach der Ausschaltung des Nervensystems (Nervendurchschneidungen) das Bestreben haben, ihr Pigment zu expandieren. Endlich hat Lister den regulierenden Einfluß des Nervensystems auch durch die Einwirkung verschiedener chemischer Reizmittel (Canthariden, Crotonöl, Senföl, Chloroform, Curare) zu erweisen versucht.

In dem ganzen Zeitraum von 1860—1890 wurde wenig Neues auf dem Gebiet der Chromatophorenforschung bei Amphibien zu Tage gefördert, denn alle Forscher haben immer wieder die gleichen Wege beschritten, so daß nur Bestätigungen, oder ebenso oft auch Widersprüche gegen frühere Angaben veröffentlicht wurden. Immerhin kann man sagen, daß in diesem Zeitraum wenigstens die Anatomie der Amphibienchromatophoren noch erfolgreicher bearbeitet wurde als die Physiologie des Farbenwechsels. Aus der Reihe dieser Arbeiten, die im speziellen Teil dieses Abschnittes eingehend Berücksichtigung finden werden, sei vor allem die mir leider im Original nicht zugängliche Dissertation von Szczesny (116) erwähnt, welcher behauptet hatte, die an die Chromatophoren herantretenden Nervenfasern gesehen zu haben. Aber es kann wohl kein Zweifel darüber herrschen, daß er ebenso wie später Ehrmann (26) einer Täuschung unterlegen ist, die Ehrmann (32) später selbst erkannt hatte.

Die zahlreichen Arbeiten Leydigs (72—78), welche bis in die 90er Jahre des verflossenen Jahrhunderts reichen, haben einzelne wertvolle Kenntnisse über die verschiedenfarbigen Pigmente der Amphibienhaut gebracht, vor allem deshalb, weil Leydig sich bei seinen Untersuchungen nicht nur auf die Frösche beschränkte, sondern die verschiedensten Urodelen und Anuren in den Kreis seiner ver-

gleichenden Untersuchungen einbezogen hat. Außerdem hat Leydig, wie früher die älteren Forscher, wieder zahlreiche Beobachtungen des Farbenwechsels an verschiedenen freilebenden Amphibien angestellt. Von den experimentellen Arbeiten dieser Periode verdienen hier besondere Erwähnung nur jene von Vulpian (120) und Bimmermann (11), welche durch eine Reihe sehr sorgfältiger Experimente unsere Kenntnisse vom Einfluß des Zentralnervensystems und des Sympathicus auf den Farbenwechsel zu erweitern strebten. Insbesondere sind Vulpians Versuche über den Einfluß der sympathischen Ganglien (oberstes Halsganglion) bemerkenswert, da diesen Ganglien ein vom zentralen Nervensystem unabhängiger Einfluß auf die Färbung zukommt. Dagegen hat Bimmermann das Verdienst, neben der sorgfältigen Prüfung der Einflüsse des Nervensystems auf den Farbenwechsel erkannt zu haben, daß diese Einflüsse nur regulatorischer Art sind, wodurch die selbständigen Reaktionen der Hautchromatophoren beeinflußt werden. Insbesondere leugnet Bimmermann den Einfluß der Augen auf den Farbenwechsel und bringt damit die Streitfrage über den direkten erregenden Einfluß des Lichtes auf die Chromatophoren wieder in Fluß, eine Frage, die für die Amphibien bis heute noch nicht einwandfrei entschieden ist.

Dagegen haben die gleichzeitig unabhängig voneinander im Jahre 1892 erschienenen Arbeiten von Ehrmann (30, 31) und Biedermann (10), welche in den wesentlichsten Punkten miteinander übereinstimmen, sowohl die Histologie als auch die Physiologie der Chromatophoren sehr wesentlich gefördert. Vor allem haben sowohl Ehrmann als auch Biedermann gezeigt, daß auch die gelben Chromatophoren sehr wesentliche Veränderungen beim Farbenwechsel zeigen, während man früher in Uebereinstimmung mit v. Wittich angenommen hat, daß sie keine Formveränderung erkennen lassen. In der Tat handelt es sich bei den in den gelben Pigmentzellen (Xantholeukophoren) sich abspielenden Prozessen auch um etwas ganz anderes als die Expansion und Retraktion von Pigmentkörnern nach oder von den Fortsätzen vom Zellzentrum aus; denn in den Xantholeukophoren ist ein gelbes Lipochrom zugleich mit irisierenden Guaninkörnchen (Kristallen) vorhanden. Entweder sind die beiden Teile so gelagert' daß das gelbe Pigment die Interferenzkörner überdeckt, oder die Interferenzkörner sind zwischen dem gelben Pigment sichtbar. Je nachdem sich nun noch die schwarzen Pigmentzellen expandieren oder retrahieren, können alle Farben von Silbergrau, Hellgelb über Grün zu Dunkelgrün und Schwarz entstehen, die *Hyla* zu zeigen vermag. In Einzelheiten hat sich zweifellos Ehrmann geirrt, so daß Biedermann erst den wahren Sachverhalt aufklären konnte. Beide Autoren gaben aber übereinstimmend an, daß die Bewegungen des schwarzen Pigmentes nicht nur in einer horizontalen Lage erfolge, sondern daß es sich auch in großem Umfang vertikal aufsteigend bewegt.

Was die Formveränderungen anbelangt, welche die Chromatophoren darbieten, so betonen beide Autoren, daß wohl eine Bewegung des Pigmentes auf präformierten Bahnen vorliegen dürfte, aber Biedermann weist darauf hin, daß die Beobachtung pigmentfreier Fortsätze allein eine andere Bewegungsmöglichkeit nicht ausschließt, indem trotzdem ein aktives Aussenden und Einziehen von Fortsätzen denkbar wäre, wenn zuerst ein Exoplasma Fortsätze bilden

würde, in das dann sekundär durch Pigmentströmungen das Pigment hineingeschoben würde.

Ein weiteres Verdienst EHRMANNS (32) ist es, die Entwicklung der Chromatophoren bei Amphibien genau untersucht zu haben und die frühzeitige Selbständigkeit dieser aus dem mittleren Keimblatt entstammenden Elemente erkannt zu haben. Damit war aber wiederum der alte Streit nach dem Entstehungsorte der Epidermischromatophoren entfacht. EHRMANN ist der Meinung, daß es sich nur um aus der Cutis eingewanderte Chromatophoren handeln könne, während JARISCH (63, 64) sowie S. MAYER (87) den Standpunkt vertreten, daß die Epidermischromatophoren zum größten Teil umgewandelte Epidermiszellen sind, eine Streitfrage, die bis heute noch nicht entschieden ist, da die Befunde aus der menschlichen Pathologie sowie aus der Histologie der Säugetiere meiner Meinung nach nicht ohne Bedenken auf die Amphibien übertragen werden können.

Weniger glücklich war EHRMANN in seinen experimentellen Studien über den Farbenwechsel, während BIEDERMANN auch hier wesentlich neue Ergebnisse entdeckt hat. Vor allem hat BIEDERMANN den überwiegenden Einfluß der Temperatur und Feuchtigkeit auf den Farbenwechsel sichergestellt, wozu bei *Hyla* noch die Wirkung von Tastempfindungen kommt, so daß BIEDERMANN ganz mit Recht den Lichtwirkungen auf die Färbung der Amphibien weniger Bedeutung zuerkennt als den vorher genannten Faktoren. Damit sind BIEDERMANNS Verdienste noch nicht erschöpft, sondern er konnte noch einen genaueren Verlauf der peripheren koloratorischen Bahnen im Nervus Ischiadicus und in den Gefäßscheiden ermitteln und zu den bereits bekannten Einflüssen über die ballende Wirkung der Kreislaufunterbrechung die wahrscheinlich direkte, expandierende Wirkung der Kohlensäure feststellen.

Daß nach diesen reichen Ergebnissen besonders der Arbeit von BIEDERMANN der Farbenwechsel der Amphibien nicht mehr sehr verlockend für die experimentelle Untersuchung erschien, ist nicht zu verwundern; es haben auch die meisten Autoren sich anderen, in ihrem Farbenwechsel noch weniger erforschten Tierklassen zugewandt, so daß in den letzten 20 Jahren nur verhältnismäßig wenige Arbeiten über den Farbenwechsel der Amphibien erschienen, welche nur einige wenige prinzipiell neue Tatsachen zutage förderten. Aus dieser Reihe will ich nur hervorheben, daß FUCHS (45) durch systematische Untersuchungen über die koloratorische Wirkung der Alkaloide nachweisen konnte, daß die beiden Arten *Rana esculenta* und *Rana fusca* auf das gleiche Agens mit verschiedenen Färbungsreaktionen antworten, so daß auch hier physiologische Artunterschiede zum ersten Mal nachgewiesen wurden. Ferner bedeuten die Untersuchungen BABÁKS (5—7) über den Farbenwechsel von *Amblystoma*-Larven einen wesentlichen Fortschritt unserer Kenntnisse, da BABÁK zeigen konnte, daß der Farbenwechsel der Larven auf Lichtreize primär anders verläuft als später, wo er sekundär unter die Herrschaft der Augen kommt. Dieser Entdeckung lege ich einen ganz besonderen Wert deshalb bei, weil sie die phylogenetische Unabhängigkeit des Farbenwechsels von

der Schutzfärbung klar mitbeweist, worauf ich (Fuchs, 47, 48) in letzter Zeit besonders hingewiesen habe.

Nach dieser Schilderung der Entwicklung unserer Kenntnisse vom Farbenwechsel der Amphibien wenden wir uns der systematischen Darstellung der einzelnen Probleme zu und beginnen mit der

B. Färbung und Zeichnung.

Die Farbenskala, welche die Amphibien darbieten, ist eine sehr reiche; sie umspannt alle Uebergänge von Rot über Orange, Grün, Blau sogar bis Violett, wobei dann noch besonders Nuancen dieser Farbentöne möglich sind von Silberweiß bis Schwarz, und auch Ockerfarben erzeugt werden; außerdem kommt auch noch die rein weiße Färbung, sowie der metallische Gold- und Silberglanz, bzw. der erzfarbene Ton hinzu, der namentlich bei Kröten sehr ausgesprochen ist. Die Verteilung der Farben an den einzelnen Körperstellen ist sehr verschieden, worüber genauere Angaben vor allem in den systematischen Werken enthalten sind, auf die ich hier nicht eingehen kann. Besonders sorgfältig wurde die Farbenverteilung von Roesel von Rosenhof (104), Duméril und Bibron (22), Leydig (72, 73, 75, 76), v. Bedriaga (9) u. a. beschrieben. Alle diese Beschreibungen zeigen, daß im allgemeinen die Rückenfläche und Oberseite überhaupt dunkler und mannigfaltiger gefärbt ist als die Unterseite, welche mehr einfarbig und gewöhnlich auch heller (gelb, grau oder weiß) gefärbt ist. Besonders Werner (124, 125), der sich viel mit den Fragen der Färbung und Zeichnung der Amphibien beschäftigt hat, weist darauf hin (125), daß sekundäre Einfarbigkeit bei Amphibien wohl nicht selten vorkommt, daß aber primäre Einfarbigkeit nur bei Ichthyoiden, vielleicht auch bei den Aglossen unter den Anuren anzutreffen ist. Bei den Urodelen bilden die gefleckten Formen weitaus die Majorität, ob es ganz pigmentlose Amphibien gibt, muß zum mindesten stark bezweifelt werden, da Kammerer (67) selbst an freilebenden *Proteus anguineus* niemals vollständiges Fehlen des Pigmentes beobachtet hat, zum mindesten waren undeutliche gelbe Flecken vorhanden, auch rötliche Punkte kommen bei solchen absolut im Dunkeln gehaltenen Tieren vor. Das dunkle Pigment fehlt allerdings vollständig. Wenn freilebende dunkle Exemplare von *Proteus* zuweilen gefangen werden, dann handelt es sich um Tiere, welche durch besondere Zufälle (Hochwasser) an das Licht geschwemmt worden sind und später ihren Weg wieder in die dunklen Höhlen gefunden haben.

Daß die Färbung der Amphibien eine sehr wechselnde ist — wenn wir vom eigentlichen Farbenwechsel selbst absehen — ist schon den älteren Forschern aufgefallen, denn Roesel von Rosenhof (104) erwähnt bereits bei der Beschreibung von *Rana temporaria*, daß „diese Frösche sich der Farbe nach so unterscheiden, daß man unter Hunderten nicht zwei finden wird, die hierin vollkommen miteinander übereinstimmen“. Das gleiche berichtet er auch von *Bufo terrestris*. Diese Färbungsverschiedenheiten haben auch dazu geführt so viele Standortsvarietäten zu unterscheiden, womit die verschiedenen Forscher ausdrücken wollten, daß die Farben durch die allgemeinen biologischen Faktoren der Außenwelt, das Klima, beeinflußt werden, wobei allerdings die Wirkung des einzelnen Faktors nicht

angegeben werden kann, weil es sich hier um eine Summe von gleichzeitig wirkenden Faktoren handelt. So erwähnt Leydig (75), daß bei *Bufo cinereus* aus Gebieten südlich der Alpen das Schwarz in der Färbung mehr hervortritt als bei unseren einheimischen Arten. Dagegen konnte Leydig die Angabe anderer Autoren nicht bestätigen, wonach *Hyla arborea* in südlicheren Gegenden (Exemplare aus Genua) dunkler sein soll als in unseren Breiten. Besonderen Einfluß auf die Färbung schreibt Leydig dem hochalpinen Klima zu; *Bombinator igneus* ist in den Hochalpen auf dem Rücken ganz dunkelbraun, fast schwarz, „wohl aus dem gleichen Grunde, warum auch bei anderen Tieren in feuchten, kühlen Gebirgsgegenden auch die Farbe anderer höherer und niederer Tiere gerne ins Dunkle zieht". Der Einfluß der Jahreszeit auf die Färbung wird in den Kapiteln über Farbenwechsel durch Temperatur und Feuchtigkeit behandelt werden.

Von den allgemeinen endogenen Faktoren, welche die Färbung beeinflussen, scheint vor allem das Alter der Tiere von Bedeutung zu sein. Doch liegen hierüber nur vereinzelte zum Teil widersprechende Angaben für vollkommen ausgewachsene Tiere vor. Leydig (72) erwähnt, daß bei jungen Salamandern weder die schwarze noch die gelbe Färbung so intensiv ist wie bei älteren Tieren, dagegen sind nach v. Bedriaga (9) ältere Tiere von *Bufo viridis* dunkler als junge Tiere. Viel besser übereinstimmende Ergebnisse haben die Beobachtungen über die allmähliche Umfärbung der Tiere von der Larve bis zum erwachsenen Tier ergeben. Es scheint allerdings auch hier bei den verschiedenen Tierarten keine Gleichmäßigkeit vorhanden zu sein, obgleich man doch gerade hier am ehesten die stammesgeschichtlichen Uebereinstimmungen der Farbenentwicklung erwarten sollte. Der größere Teil der Widersprüche dürfte sich wohl durch systematische Untersuchungen, die bis jetzt noch vollständig fehlen, beseitigen lassen. Denn da bereits ganz junge Larven einen ausgesprochenen Farbenwechsel haben, und die Autoren keineswegs stets unter vergleichbaren Bedingungen ihre Beobachtungen angestellt haben, ja oftmals fehlen überhaupt alle Angaben über das Alter sowie die äußeren Versuchsbedingungen, so ist es wohl nicht wunderbar, daß so verschiedene Angaben anzutreffen sind.

Die Mehrzahl der Angaben stimmt mit denen von Bruch (14) überein, welcher bei *Rana esculenta* zuerst ein einförmiges zartes und blasses Graugrün der Oberseite beschreibt, während die Unterseite als weiß bezeichnet wird. Nach vollendeter Metamorphose zeigen die Frösche bereits sehr verschiedene Farbentöne, im zweiten Jahr tritt das Grün deutlich hervor und erreicht im dritten Jahr seine stärkste Brillanz, während die Färbung später wesentlich dunkler wird. Ebenso haben nach Knauer (68) eben geborene Larven von Salamandern eine schmutzig-graugrüne Färbung der Oberseite und werden mit zunehmendem Alter immer dunkler und erreichen nach 4 Monaten bereits die Färbung der ausgewachsenen Tiere mit ihrer tiefschwarzen Oberseite und gelben Flecken. Ferner sind junge *Amblystoma*-Larven (Babák, 5) nach dem Ausschlüpfen durchscheinend und zeigen nur einzelne punktförmige Chromatophoren; später werden sie schmutzig-graubraun oder rötlich mit dunkelbraunen Flecken, wobei auch gelblichweiße Flecken auftreten können. Das Wesentliche bei all diesen angeführten Beobachtungen ist, daß die hellen Larven allmählich dunkler werden. Dagegen zeigen nach

Leydigs (75) Beobachtungen *Bufo cinereus* und *Pelobates fuscus* sowie *Bufo vulgaris* (v. Bedriaga, 9) ein entgegengesetztes Verhalten, indem bei *Bufo cinereus* die das Wasser eben verlassenden Larven dunkelbraun sind und im ersten Sommer kupferbraun werden, während die Larven von *Pelobates fuscus* braunschwarz sind und später sich aufhellen und eine gleichmäßig olivbraune Färbung zeigen.

Auch das Geschlecht ist von Einfluß auf die Färbung, obwohl bei verschiedenen Arten die Geschlechtsunterschiede der Färbung nicht gleich stark ausgebildet sind. So zeigen nach Bruch (14) *Hyla* und *Rana* keinen deutlichen Farbenunterschied der Geschlechter, während bei *Pelobates* die Weibchen stets „brillanter" gefärbt sind als die „trüb-olivfarbigen" Männchen. Aber auch bei *Rana temporaria* zeigen alte Weibchen eine mehr braunrote Farbe, gegenüber der dunkleren graubraunen, olivenfarbigen bis schwärzlichen Färbung der Männchen, was auch von v. Bedriaga (9) bestätigt wird. Auf die während der Sexualperiode beobachtete lebhafte Färbung und Farbenveränderung wird später eingegangen werden.

Die vielfach variierende Zeichnung der Amphibien, die aus Flecken, Streifen und Binden besteht, ist von den Systematikern sehr sorgfältig studiert worden, wobei sich ergeben hat, daß nur ein kleiner Teil dieser Zeichnungen konstant ist und taxinomischen Wert hat. Für dieses Handbuch kommt die Beschreibung der Zeichnungen nicht in Betracht. Es genügt, hier darauf hinzuweisen, daß nach den Untersuchungen von Ehrmann (31) und Weidenreich (122) das Epidermispigment für die Zeichnung selbst nicht in Betracht kommt, daß diese nur durch das Pigment der Cutis hervorgebracht wird, indem an den betreffenden Stellen eine dichtere Lagerung der entsprechenden, meist dunkel gefärbten Pigmentzellen auftritt. Andererseits ist auch der jeweilige Ballungszustand der Chromatophoren für die Zeichnung nicht ganz bedeutungslos, wie besonders die Untersuchungen Schubergs (108) an Axolotln gezeigt haben; denn je nach dem allgemeinen Ausbreitungs- oder Ballungszustand der Chromatophoren können die dunklen Flecken, Streifen und Binden mehr oder weniger deutlich hervortreten, eventuell sogar ganz unsichtbar werden. Dagegen sind echte Zeichnungsänderungen, wie sie bei Fischen beschrieben wurden, z. B. Wechsel von Quer- und Längsbändern, mir nicht bekannt geworden; die einmal bestehenden Flecken und Binden bleiben bei den Amphibien konstant, sie wechseln nur in Sichtbarkeit durch Aenderung der Helligkeit der Grundfärbung.

C. Morphologie der Chromatophoren.

1. Anordnung der Chromatophoren.

Für das Verständnis des Farbenwechsels ist vor allem die Anordnung der Chromatophoren von prinzipieller Bedeutung. Die Mehrzahl der Chromatophoren findet sich in der Haut und zwar in allen Teilen der Haut, obgleich die Hauptmasse der Pigmentzellen in dem Chorion gelegen ist. Ihre genauere Verteilung auf die verschiedenen Hautschichten wurde zum ersten Male von Bolau (12), Ciaccio (20) und Leydig (72, 73) sorgfältig studiert, obgleich H. Müller (92) das Verdienst gebührt, zum ersten Male „echte Pigmentzellen" in der Epidermis des Frosches beobachtet zu haben, von denen er nicht mit Sicherheit auszuschließen

vermag, ob sie aus dem Chorion eingewandert sind; doch neigt er mehr zur Ansicht, daß diese Zellen in der Epidermis entstanden sind. Jedenfalls müssen diese Zellen schon sehr frühzeitig in die Epidermis eingewandert sein, wo sie sich durch Teilung vermehren. Eine dauernde Einwanderung hält MÜLLER nicht für wahrscheinlich. Damit ist der Streit um die Entstehung der Epidermischromatophoren und deren Natur entbrannt, der für die Frage der Pigmentbildung von prinzipieller Bedeutung ist und deshalb in einem späteren Kapitel eine ausführliche Darstellung erfordert.

An dieser Stelle wollen wir zunächst die Pigmentierung der Epidermis erörtern. Schon die gewöhnlichen Epidermiszellen können dunkelkörniges Pigment enthalten, wie zuerst v. WITTICH (130) an olivgrün gefärbten Exemplaren von *Rana temporaria* beobachtet hatte; dieses Pigment sollte nach STIEDA (115) in den tiefsten Zellen des Stratum Malpighii enthalten sein. HENSCHE (59) erwähnt als eklatante Fälle von Epidermispigmentierung, daß die Hautpapillen der Männchen von *Rana temporaria* dunkel pigmentiert sind, während jene der Weibchen unpigmentiert sind. Ferner wurden pigmentierte Epidermiszellen beschrieben am Frosch (CIACCIO, 20), bei *Alytes* und *Bufo* (BOLAU, 12; LEYDIG, 73, 77), ferner bei *Triton* und *Salamandra* (BOLAU, 12; LEYDIG, 72, 73; FISCHEL, 36; H. RABL, 102), sowie bei *Siredon* (PAULICKI, 98). Aber es gibt auch Tiere, wo die Epidermis vollkommen pigmentfrei ist, wie z. B. bei *Hyla*, oder wo das Pigment an einzelnen Stellen fehlt, wie in der Bauchepidermis von *Alytes* oder über den gelben Flecken von *Salamandra maculosa*.

Außer diesen pigmentierten Epidermiszellen finden sich aber noch verzweigte Pigmentzellen innerhalb der Epidermis, wie alle Autoren bestätigen, welche sich mit der Histologie der Froschhaut beschäftigt haben (MÜLLER, 92; CIACCIO, 20; LEYDIG, 72, 73; EBERTH, 24; POUCHET, 100, und viele andere). Am Salamander werden Epidermischromatophoren beschrieben von LEYDIG (77); C. RABL (101); EHRMANN (32); FISCHEL (36), ferner bei *Triton* (BOLAU, 12; LEYDIG, 72), sowie an *Siredon* (PAULICKI, 98).

Ein Teil der Autoren ist der Meinung, daß diese Pigmentzellen der Epidermis echte Chromatophoren seien, welche die bekannten Verschiedenheiten der Pigmentverteilung zeigen (LEYDIG, 72, 73, 77; H. RABL, 102), und wie ZIMMERMANN (133) bei Salamanderlarven angibt, auch Ortsveränderungen zeigen, während andere Autoren, wie MEYERSON (91), zwar die zellige Natur dieser Elemente nicht anzweifeln, aber sie zu den fixen Bindegewebszellen rechnen oder sie, wie S. MAYER (87), mit den LANGERHANSschen Sternzellen in Beziehung bringen. Andere Autoren, wie MERTSCHING (89), weisen darauf hin, daß den zwischen den Epithelien befindlichen Chromatophoren alle Fortsätze fehlen, eine Angabe, die höchst unklar und auch unzutreffend ist, denn HALLER (57) hat bei *Rana fusca* und FISCHEL (36) bei Salamanderembryonen zierlich verzweigte Pigmentzellen zwischen den Epithelzellen gefunden. Ja, GEGENBAUR (51) hebt besonders hervor, daß bei den Epidermischromatophoren „eine reichere Entfaltung feiner und feinster Fortsätze“ als in der Cutis auftritt. Außerdem hatte schon LEYDIG (77) bei Salamanderembryonen lange feinverzweigte Fortsätze beschrieben, die bis an die Cutis reichen und daselbst ein Netzwerk bilden. Ja, MEYERSON (91) läßt einzelne Fortsätze direkt bis in die Cutis hineinreichen.

Bezüglich der Verteilung der Chromatophoren in der Epidermis ist zu bemerken, daß sie wohl in allen Lagen derselben vorkommen. Aber EHRMANN (27, 32) hat mit Rücksicht auf die später zu behandelnde Frage der Einwanderung der Pigmentzellen drei Phasen des Pigmentaufstiegs in die Epidermis voneinander getrennt: 1) das Pigment findet sich in allen Lagen der Epidermis; 2) die basalen Zellen sind pigmentfrei, während die oberen Lagen jedoch pigmentiert sind, wobei zwischen den pigmentierten und pigmentfreien Teilen der Epidermis Pigmentzellen

mit nach oben gerichteten Fortsätzen zu beobachten sind; 3) die Epidermis ist vollkommen frei von Pigment, es findet sich aber in der Cutis. Ich möchte noch besonders betonen, daß Ehrmann ausdrücklich hervorhebt, daß das Pigment nur intracellular vorhanden ist, eine Angabe, die auch Mertsching (89) gemacht hat. Die drei Ehrmannschen Phasen des Pigmentaufstiegs werden von Carnot (17) an Batrachierlarven vollkommen bestätigt, ich bin aber nicht ganz sicher, wie weit Carnots eigene Beobachtungen reichen, und wie weit es sich um eine bloße Uebernahme der Ehrmannschen Auffassung handelt.

Die Hauptmasse der Chromatophoren ist im Corium gelegen, unterhalb der Grenzlamelle, welche pigmentfrei ist (Leydig, 74; Gegenbaur, 51). Die Schicht, welche die dichtgedrängte Hauptmasse der Chromatophoren enthält, gehört zum Stratum spongiosum der Cutis und wird von Gaupp (50) wegen ihres Reichtums an Blutgefäßen als Stratum vasculare bezeichnet. Die dunklen Pigmentzellen folgen insbesondere den Capillaren (Ciaccio, 20; Biedermann, 10; Ehrmann, 31). Allerdings bestreitet Jarisch (63) die engen Lagebeziehungen der Pigmentzellen zu den Blutgefäßen, indem er darauf hinweist, daß einerseits Chromatophoren nicht immer die Blutgefäße begleiten und andererseits auch Kapillaren frei von Pigmentzellen sein können. Aber Êternod und Robert (33) haben in letzter Zeit wieder auf die Lagerung der Schwimmhautchromatophoren an den Teilungsstellen der Gefäße hingewiesen. Auch bei Axolotln beschreibt Paulicki (98) und Schuberg (108), daß die Kapillaren der Haut von den Chromatophoren umsponnen werden.

Der folgende Anteil, das Stratum spongiosum, enthält die Drüsen und wird von Gaupp deshalb als Stratum glandulare bezeichnet. Auch in ihm finden sich an den pigmentierten Stellen, z. B. am Rücken, dunkle Pigmentzellen, wie ja auch verschiedene Autoren hervorheben, daß die Drüsen von Pigmentzellen umsponnen werden (Ciaccio, 20; Bolau, 12; Ehrmann, 31; Paulicki, 98; Schuberg, 108; Fischel, 36).

Das Stratum compactum, die mächtigste Schicht des Coriums, ist nicht frei von Chromatophoren, obgleich sie hier nicht in größeren Mengen vorhanden sind und speziell den perforierenden Bündeln folgen, die senkrecht aufsteigen und Gefäße, Nerven, Bindegewebe, sowie elastische Fasern enthalten. Die erste Beschreibung dieser senkrecht aufsteigenden Pigmentzüge habe ich bei Leydig (73, 77) gefunden, auch Ciaccio (20) erwähnt sie, desgleichen Ehrmann (26), der auch die Pigmentzellen beschreibt, welche Nervenstämme, Blut- und Lymphgefäße des Unterhautzellgewebes begleiten.

Gelegentlich werden auch Melanophoren im Unterhautzellgewebe erwähnt, ferner hat Eberth (24) im Unterhautgewebe von *Rana esculenta* und *fusca* viele „sternförmige Interferenzzellen“ beschrieben. Gaupp (50) hat besonders in der Tela subcutanea der Bauchhaut zahlreiche Leukophoren gefunden, während sie am Rücken auf große Strecken pigmentfrei ist. Melanophoren hat Gaupp im Unterhautzellgewebe von *Rana esculenta* nicht gefunden.

Nachdem wir die Verteilung der Chromatophoren in den einzelnen Hautschichten kennen gelernt haben, müssen wir noch auf ihre besondere Anordnung in der Gefäßschicht des Coriums eingehen. In diesem mächtigen, flächenhaft ausgebreiteten Pigmentlager finden sich zweierlei Arten von Chromatophoren, nämlich die Xantholeukophoren, welche gelbes Pigment und irisierende Körperchen enthalten (Biedermann, 10; Ehrmann, 31), und die Melanophoren.

Wenn auch bereits v. Wittich (129) die Verteilung der beiden Zellarten richtig erkannt hatte, indem er angibt, daß an den grünen Hautstellen der Frösche unter der Schicht der gelben Pigmentzellen eine mächtige Schicht von dunklen Pigmentzellen liegt, und diese Angaben besonders von Leydig (73) bestätigt wurden, so haben doch erst die Arbeiten von Biedermann (10) und Ehrmann (31) voll-

ständige Klarheit gebracht. Die drei Figuren (Fig. 75, 76, 77) zeigen die Verhältnisse, wie sie EHRMANN an *Hyla* abgebildet hat. Wenn die dunklen Zellen ihr Pigment geballt haben — EHRMANN sagt die Fortsätze eingezogen haben — sieht man die hellen polygonalen Zellen, welche in einer Flucht unmittelbar unter der Basalmembran der Epidermis liegen, über den Zellkörpern der Melanophoren, welche nach BIEDERMANN eine fast zusammenhängende gleichförmige Fläche bilden. Während des Expansionsstadiums des Pigmentes werden aber die Xantholeukophoren



Fig. 75. *Hyla arborea.* Vertikalschnitt durch die Haut eines ganz hellen Laubfrosches. Die Melanophoren haben ihre Ausläufer eingezogen, die Xantholeukophoren sind bloßgelegt und befinden sich in der „gelben Position“, d. h. das gelbe Pigment befindet sich an der Oberfläche über den Guaninkörnchen. (Nach EHRMANN.)

mehr oder weniger vollständig von schwarzem Pigment umflossen. Genau die gleichen Verhältnisse hat SIEDLECKI (110) am javanischen Flugfrosch (*Polypedates Reinwardtii*) wiedergefunden, wo die Xantholeukophoren in einer einschichtigen, nur an einzelnen Stellen zweischichtigen Lage über den Melanophoren liegen, von denen jede mit 6—8 Xantholeukophoren in Verbindung tritt. Bei Kröten sind die Verhältnisse etwas komplizierter, denn nach LEYDIG (74) liegt bei *Bufo vulgaris* das

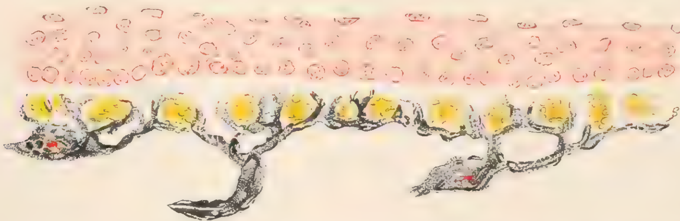


Fig. 76. *Hyla arborea.* Vertikalschnitt durch die Haut eines halbdunklen Laubfrosches. Die Melanophoren umgreifen zum Teil die darüberliegenden hellen Pigmentzellen mit ihren Ausläufern; die hellen Zellen (Xantholeukophoren) befinden sich in der „grauen Position“. (Nach EHRMANN.)

nicht irisierende grauweiße Pigment, welches zusammenhängende Netzfiguren bildet, tiefer als das schwarze, während bei *Pelobates fuscus* an einigen Stellen das grauweiße tiefer liegt als das schwarze, an anderen Stellen in der gleichen Lage oder sogar höher, woraus LEYDIG schließt, daß sich das Pigment „verschiebe“, womit offenbar aktive Wanderungen der Zellen (ob beide Arten?) gemeint sind.



Fig. 77. *Hyla arborea.* Vertikalschnitt durch die Haut eines tiefdunklen Laubfrosches. Die Xantholeukophoren sind von den Ausläufern der Melanophoren ganz umhüllt. (Nach EHRMANN.)

Was das Vorkommen von Chromatophoren außerhalb des Integuments bei Amphibien anbelangt, so liegen darüber zahlreiche Angaben in der Literatur vor. Der Pigmentreichtum der Gefäßscheiden ist von KÖLLIKER (70), POUCHET (100), MARCHESINI (86), BABÁK (5) beschrieben worden; BABÁK (5) konnte sogar den typischen Farbenwechsel an den Gefäßchromatophoren von *Amblystoma*-

Larven beobachten. Auch die Lymphgefäße (Kölliker, 70) sowie das Pericard (v. Wittich, 130, Lieben, 79) und die Periösophagealmembran (Lieben, 79) zeigen zahlreiche Chromatophoren. Besonders zahlreich sind die Chromatophoren (Xantholeukophoren und Melanophoren) im Peritoneum (v. Wittich, 130, Fischel, 36, Flemming, 41, Marchesini, 86); auch in der Lunge (Fischel, 36, Lieben, 79) und der Leber (Asvadourova, 3) sind zahlreiche Pigmentzellen anzutreffen. Ein besonderes Interesse beanspruchen aber die Chromatophoren des Ovariums (Ehrmann, 32), weil sie nur bei jenen Arten vorkommen, welche originär pigmentierte Eier haben, wie *Triton taeniatus*, *Siredon pisciformis* und die Batrachier, während *Triton cristatus*, sowie *Salamandra maculosa* keine Chromatophoren im Ovarium besitzen und dementsprechend auch unpigmentierte Eier liefern.

2. Der Bau der Chromatophoren.

a) Die Melanophoren.

Die Melanophoren haben nach der übereinstimmenden Beschreibung der Autoren eine unregelmäßig verzweigte Form, die natürlich insofern von den verschiedenen Autoren etwas verschieden bezeichnet wird, je nach dem Expansionsgrad, den das Pigment gerade zeigte. Sie bestehen aus einem Zellkörper und den verschieden geformten verzweigten Fortsätzen (Fig. 78). Doch gewinnt man bei

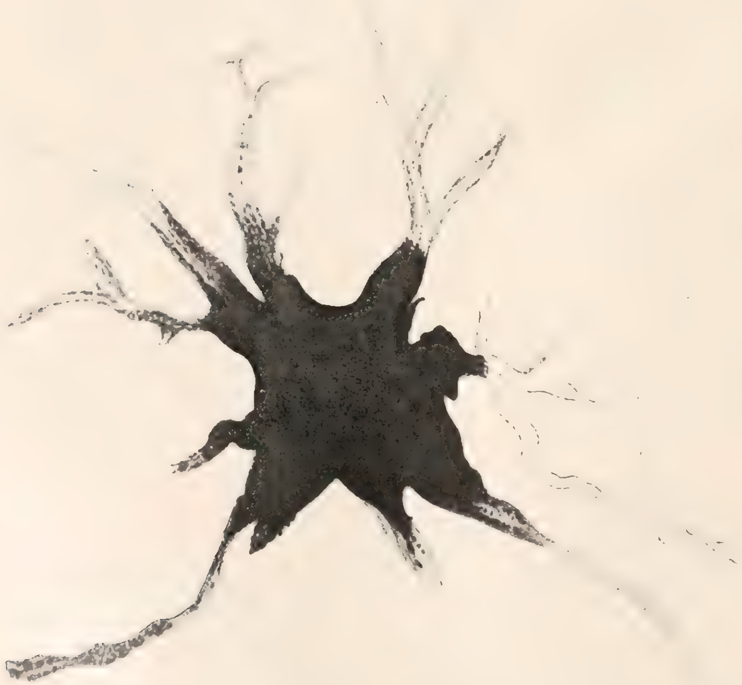


Fig. 78. *Hyla.* Eine schwarze Chromatophore mit teilweise pigmentfreien Ausläufern. (Nach Biedermann.)

sorgfältigerem Studium der Literatur den Eindruck, daß nicht alle Melanophoren dieselbe Gestalt haben. Insbesondere zeigen die Melanophoren der Epidermis etwas anderes Aussehen als jene der Cutis. So werden bei Salamanderlarven besonders fein verzweigte Melanophoren beschrieben (LEYDIG, 77, FISCHEL, 36, EHRMANN, 32), die FISCHEL als pyramidenförmig bezeichnet. Nach EHRMANN (32) unterscheiden sich die Epidermischromatophoren von Salamanderlarven auch durch ihre runden oder kugelig-ovalen Körper von den glatten Cutischromatophoren, welche dicke Fortsätze haben. Allerdings verschwindet der Unterschied der beiden Chromatophoren beim ausgewachsenen Tier. Auch beim Frosch erwähnt EBERTH (24) solche Unterschiede, die Cutischromatophoren sind größer und haben stärker entwickelte Zellkörper als die schmächtigen spindelförmigen oder runden Chromatophoren der Epidermis. Dagegen hat FUCHS (45) in der Epidermis der Froschschwimmhaut ziemlich plumpe Chromatophoren mit lappigen Fortsätzen beschrieben. Endlich machen FLEMMING (41) und LIEBEN (79) darauf aufmerksam, daß sowohl die Chromatophoren des Peritoneums bei Salamanderlarven, als auch der inneren Organe von *Rana temporaria* plumper und weniger verzweigt sind als die der Cutis. Aber auch bei verschiedenen Arten scheint die Form der Melanophoren etwas verschieden zu sein, denn *Bufo cinereus* hat kleine rundliche und nicht lang verzweigte Zellen (BOLAU, 12), ferner haben die Melanophoren von *Polypedates Reinwardtii* gewöhnlich einen runden Körper (SIEDLECKI, 110).

Die Größe der Melanophoren variiert nach der Größe der Tiere und wird von LISTER (82) für den Zellkörper mittelgroßer Frösche auf $^1/_{300}$ englische Zoll in der Länge, $^1/_{670}$ Zoll in der Breite und $^1/_{1500}$ Zoll in der Dicke angegeben.

Die verzweigten Fortsätze der Melanophoren sind gewöhnlich von ziemlicher Länge, besonders jene der Epidermischromatophoren (HERING, 60, KODIS, 69, MEYERSON, 91, ZIMMERMANN, 133), ihre Form wird von dem letztgenannten Autor als drehrund bezeichnet. Wenn das Pigment im Zentrum der Zelle retrahiert ist, kann man häufig die pigmentfreien Fortsätze eine Strecke weit nach der Peripherie verfolgen (Fig. 78) (LISTER, 82, BIEDERMANN, 10, GOLOVINE, 53). Nach BIEDERMANN sind diese pigmentfreien Fortsätze bei *Hyla* durch die üblichen, in der Histologie gebräuchlichen Farbstoffe nicht zu färben, jedoch hat SCHUBERG (108) an Axolotln durch Dahlia kurze pigmentfreie Fortsätze gefärbt. Die letzten Endigungen der Fortsätze sind bei Fröschen (LISTER, 82) sowie bei *Pelobates* (LEYDIG 77) sehr fein, sie ziehen sich nach LEYDIG zu unmeßbarer Feinheit aus. Daß dieses Verhalten aber kein für Amphibien allgemein gültiges ist, lehren die Beobachtungen von PAULICKI (98), der bei den Cutischromatophoren des Axolotls zackige Endverbreitungen beschreibt, wie sie auch von Crustaceenchromatophoren bekannt sind (siehe diese).

Die Mehrzahl der Autoren (BIEDERMANN, 10, v. WITTICH, 129, HARLESS, 58, LEYDIG, 77, LISTER, 82, ZIMMERMANN, 133, FLEMMING, 41 u. a.) geben an, daß die Fortsätze zu mehr oder weniger engmaschigen dichten Netzen sich verflechten, aber ob es sich dabei nur um eine Aneinanderlagerung (Kontiguität) oder eine Kontinuität handelt, ist nicht immer zum Ausdruck gebracht, jedoch SCHUBERG (108) nimmt auf Grund seiner Beobachtungen an Axolotln eine direkte Vereinigung der Zellfortsätze an; diese Netze können nicht nur in einer Ebene liegen, sondern auch mit tiefer liegenden Chromatophoren den Zusammenhang herstellen (Fig. 79).

Ferner hat EHRMANN (27, 30, 32) bei Salamanderlarven und Fröschen Verbindungen der Fortsätze der Cutischromatophoren mit den Zellen der Epidermis beschrieben, wobei die Fortsätze der Cutischromatophoren direkt in das Innere der Epidermiszellen aufgenommen werden sollen. Die Abbildungen, welche EHRMANN zum

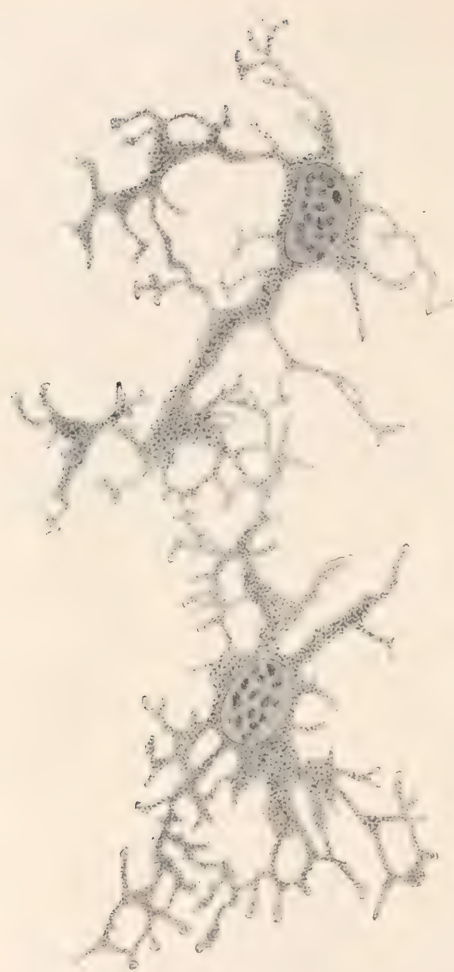


Fig. 79. *Amblystoma.* Netzförmig verbundene Pigmentzellen der mittleren Coriumlage unmittelbar unter der äußeren Coriumlage. Flächenansicht aus einem Tangentialschnitt durch die Haut von der Seite des Rumpfes vom Axolotl von 128 mm Länge. (Nach Schuberg.)

Beleg dieser Auffassung gibt, haben mich aber nicht von der Richtigkeit seiner Auffassung zu überzeugen vermocht.

Die Grundsubstanz der Melanophoren, in welche die Pigmentkörnchen eingelagert sind, ist homogen und farblos (Lister, 82, Paulicki, 98), sie ist bedeutend schwerer färbbar als die der anderen im Corium vorkommenden Zellen (Schuberg, 108).

Der Kern der Melanophoren, der oft schwer oder gar nicht zu sehen ist, wurde von Lister (82) an *Rana temporaria* entdeckt; er ist gewöhnlich als heller Fleck zu erkennen. Er hat eine ovale Gestalt (Lister, 82; Meyerson, 91). Gewöhnlich liegt der Kern exzentrisch (Lister, 82) und ragt bei Salamanderlarven aus dem Pigmentkörper hervor (Flemming, 41). Auch bei *Amblystoma* wurde der Kern beobachtet (Paulicki, 98; Schuberg, 108). Außerordentlich interessant sind die von Flemming (41), Zimmermann (133) und Ehrmann (32) näher beobachteten Vorgänge der Zellteilung und Kernteilung an den Melanophoren, welche besonders gut an den großen Chromatophoren des Peritoneums von Salamanderlarven zu beobachten sind. Die Hauptphasen dieses Teilungsprozesses sind nach Zimmermann kurz folgende. Zuerst werden die Fortsätze eingezogen, wobei sich die Zelle abrundet, dann erfolgt die typische Kernteilung, während welcher bestimmte Veränderungen der Pigmentverteilung zustande kommen, und endlich folgt die Teilung der Zelle, wobei die in der Teilungsebene angesammelte Pigmentmasse genau halbiert wird. Es muß noch besonders hervorgehoben werden, daß stark pigmentierte Zellen niemals Zeichen von Kernteilung zeigten, solche wurden nur bei Zellen von geringerem oder mittlerem Pigmentreichtum beobachtet. Obwohl Zimmermann (133) und Nusbaum (95) eine Anordnung der Pigmentkörnchen, entsprechend der achromatischen Spindel nicht beobachten konnte, so hat doch Ehrmann (32) zweifellos eine reihenförmige Anordnung der Pigmentkörner, entsprechend der Filarsubstanz (Mitome), beobachtet.

b) Die Xantholeukophoren.

Die Xantholeukophoren, welche sich besonders reichlich an den grünen Körperstellen finden, zeigen einen sehr komplizierten Bau, der nicht immer richtig erkannt wurde, indem ein Teil der älteren Forscher, wie z. B. v. WITTICH (129), diese Zellen in zweierlei Zellen unterschied, nämlich die gelben Pigmentzellen und Iridocyten, was neuerdings FICALBI (35) wieder annimmt im Gegensatz zu EHRMANN (31) und BIEDERMANN (10). Da mir FICALBIs Arbeit nicht im Original zugänglich war, so will ich mich mit diesem einfachen Hinweis auf seine Angabe begnügen. Aber bereits v. WITTICH und besonders HERING (60) weisen darauf hin, daß in den gelben Zellen stark lichtbrechende prismatische farblose Körperchen vorkommen, so daß das Verdienst, den richtigen Sachverhalt erkannt zu haben, HERING gebührt. Die Mehrzahl der Autoren beschreibt die Xantholeukophoren als rundlich polygonale Zellen, die an den Stellen, wo sie weniger dicht gedrängt stehen, Sternform zeigen (v. WITTICH, 130; HERING, 60; EHRMANN, 31; BIEDERMANN, 10), deren meist kurze Fortsätze hier und da Netze bilden (EHRMANN, 31).

Bei *Polypedates Reinwardtii* haben die Xantholeukophoren eine halbkugelige Gestalt, deren ebene Fläche nach der Epidermis zu gewendet ist, an anderen Stellen sind sie prismatische Gebilde, deren unteres Ende gleichfalls halbkugelig abgerundet ist (SIEDLECKI, 110).

Ihre Farbe wird bald als goldgelb, hellgelb oder gelbgrün bezeichnet; sie sind wesentlich kleiner als die Melanophoren, 18—22 μ beim Frosch (HARLESS, 58). SIEDLECKI (110) gibt ihren Durchmesser auf 16 μ und ihre Dicke auf 14 μ an. Der im Verhältnis zur Zellgröße kleine Kern ist nicht immer leicht zu sehen, er erscheint aber, wenn er sichtbar ist, als ein heller ovaler Fleck (v. WITTICH, 130; BIMMERMANN, 11; HALLER, 57; BIEDERMANN, 10); bei *Polypedates* ist der halbkugelige Kern dicht unter dem abgeflachten Teil der Zelle gelegen (SIEDLECKI, 110).

In der Grundsubstanz der Xantholeukophoren, welche nach BIEDERMANN gelb gefärbt ist, wechseln gelbe Pigmenttröpfchen mit kristallinischen Körperchen (Interferenzkörner) in regelmäßiger Schichtung ab (BIEDERMANN, 10; SIEDLECKI, 110). Das gegenseitige Mengenverhältnis des gelben Pigmentes und der Interferenzkörner kann in den Zellen von verschiedenen Hautstellen wechseln; bei *Hyla* sind in den Zellen der Rückenhaut beide Bestandteile in gleichen Mengen vorhanden, dagegen kann bei grauen Exemplaren von *Rana esculenta* das gelbe Pigment ganz fehlen, während es bei grünen sehr reichlich ist. Von der allergrößten Wichtigkeit ist es, daß die gegenseitige Lagerung der beiden Bestandteile wechseln kann, wodurch bestimmte Farbenveränderungen hervorgerufen werden, auf die später eingegangen werden wird.

An Stelle des gelben Farbstoffes kann in den Xantholeukophoren auch ein rotes Pigment treten, wie es BIEDERMANN (10) bei *Rana temporaria* beschreibt. Bereits v. WITTICH (130) erwähnt bei *Rana temporaria* rote Pigmentzellen, welche auch in der Bauchhaut vorkommen; FUCHS (45) hat sie auch in der Schwimmhaut gesehen. Endlich beschreibt LEYDIG (74) ein brennend rotes Pigment an gewissen Stellen von *Salamandra perspicillata*.

c) Die Leukophoren.

Die Leukophoren enthalten nur kristallinische Körner in ihrer Grundsubstanz ohne Beimischung eines gelben Pigmentes. Sie erzeugen die irisierenden Farben, welche nach BRÜCKEs (15) Untersuchungen an *Hyla* dem drittten NEWTONschen Ringsystem angehören. Nach dem Austrocknen erscheinen sie im auffallenden Licht grau, im durchfallenden braun. Diese Zellen haben nach v. WITTICHs (129) Beschreibung rundlich polygonale Form und einen hellen Kern und sind besonders reichlich in der Bauchhaut anzutreffen. NEUMANN (94) hat die Interferenzzellen im parietalen Blatt des Peritoneums untersucht und, wie BRÜCKE, sie als

reichverästelte Zellen beschrieben, welche Netze bilden. Auch im parietalen Blatt des Peritoneums von Salamanderlarven finden sich große mit Körnern, Prismen, Stäbchen und polygonalen Schollen voll„gepfropfte" Zellen von lavendelgrauer Farbe (Reinke, 103).

d) Farblose Zellen.

Als letzte Kategorie von Zellen sind farblose Zellen zu nennen, die Schuberg (108) an Axolotln genauer untersucht hat. Diese im Corium und im Unterhautzellgewebe gelegenen Zellen bilden mit ihren verzweigten Fortsätzen Netze. Der Zellkern ist oval, eingebuchtet oder schwach gelappt. Sie sind dicht erfüllt mit feinen Körnchen. Manchmal enthalten diese Zellen dunkles Pigment in wechselnden Mengen. Die farblosen Körnchen, welche kugelförmige Hohlräume haben sollen, faßt Schuberg als Pigmentkörner auf, die kein Guanin sind, weil sie keine Doppelbrechung zeigen. Da sich diese Zellen mit Dahlia nicht oder nur schwach färben und sich ganz wie Pigmentzellen verhalten, so hält Schuberg diese Zellen für farblose Pigmentzellen, die aber nicht mit den Guanin enthaltenden Leukophoren identisch sind.

3. Die Formveränderungen der Chromatophoren beim Farbenwechsel.

Die Formveränderungen, welche die Melanophoren bei dunklen und hellen Fröschen zeigen, waren v. Wittich (129), Harless (58) und Virchow (119) nicht entgangen, denn es werden bereits dunkle Pigmentnetze bei dunklen Tieren beschrieben und die Ansammlung des Pigmentes im Zellkörper bei hellen Tieren, wobei die Fortsätze unsichtbar werden und das Zentrum der Zelle, der eigentliche Körper, an Durchmesser zugenommen hat (Virchow, 119).

Die erste genaue Beschreibung der Formveränderungen hat aber erst Lister (82) geliefert, der alle Zwischenstufen der Melanophorenform vom Zustand der äußersten Ausbreitung des Pigmentes zu Netzen bis zum Stadium der vollkommenen Pigmentballung zu runden Pünktchen sorgfältig beschrieben und abgebildet hat. Die Zwischenstufen bezeichnet Lister als sternförmig, zackig und punktförmig. Wenn sich das Pigment aus den Fortsätzen nach dem Zentrum bewegt, bleiben häufig einzelne Pigmentkörnchen oder -klümpchen an einzelnen Stellen der Fortsätze liegen, was wohl auch Busch (16) schon früher beobachtet, aber nicht richtig gedeutet hat; aber es kommen auch vollkommen pigmentfreie Fortsätze vor, welche dieselben Größenverhältnisse zeigen wie die pigmenterfüllten, so daß Lister keine Formveränderung der Fortsätze annimmt; nur der zentrale Teil des Zellkörpers zeigt bei voller Retraktion des Pigmentes eine Ausbuchtung.

An absterbenden Zellen hat Lister auch die feineren Vorgänge der Bewegung der Pigmentkörnchen studiert, die mit langsam tanzenden Bewegungen gegen das Zentrum der Zelle vorrücken, was von Hertel (62) an Tritonenmelanophoren vollkommen bestätigt wurde. Diese Vorwärtsbewegung ist nach Hertel an einzelnen Stellen langsamer, an anderen schneller, so daß Pigmentanhäufungen entstehen; namentlich an den peripheren Enden der Fortsätze treten solche rundliche Pigmentanhäufungen auf, die Biedermann (10) als keulen- oder tropfenförmige Anhäufungen bereits vorher bei *Hyla* beobachtet hatte. Diese ungleich schnellen Pigmentbewegungen hatte auch Lister allerdings bei der Expansion des Pigmentes schon beobachtet, denn er sagt, daß die einzelnen Pigmentkörnchen bei ihrer Fortbewegung vom Zentrum plötzlich stehenbleiben, andere können sogar Wirbelbewegungen (circuitous route) zeigen, also ganz ähnliche Bewegungen wie sie von Degner ganz neuerdings an Krusterchromatophoren, und wie sie von Kahn und Lieben (65) auch bei Froschchromatophoren beobachtet wurden. Nach Hertels Versuchen brauchten die Tritonenchromatophoren eine etwa 10—15 Minuten lange Bestrahlung mit ultraviolettem Licht, um die maximale Pigmentverschiebung nach dem Zentrum

auszuführen. Wurde aber die Bestrahlung schon nach 3 Minuten unterbrochen, dann ging zwar die Pigmentbewegung gegen das Zentrum noch eine Zeitlang weiter, kam aber bald zum Stillstand, bevor die maximale Ballung eingetreten war und ging in Expansion über.

Nach LISTER (82) bleibt in den pigmentfreien Fortsätzen eine farblose Flüssigkeit zurück. Bei maximaler Expansion ist im zentralen Teil der Zelle nur eine kleine Pigmentmenge vorhanden, so daß das Zentrum der Zelle zuweilen ganz pigmentfrei wird.

Auch die Chromatophoren der Epidermis zeigen ganz analoge Erscheinungen der Pigmentverschiebungen wie die vorher geschilderten der Cutischromatophoren (H. MÜLLER, 92; LEYDIG, 73), aber sie reagieren langsamer als die der Cutis (H. MÜLLER, 92; MEYERSON, 91). Bei den geballten epithelialen Pigmentzellen der Salamanderlarve sammelt sich das Pigment an den Polen der Zelle, während es bei den Cutischromatophoren um die ganze Peripherie des Kernes konzentriert ist, so daß es diesen verdeckt (FISCHEL, 36). Es scheint aber auch Epidermischromatophoren zu geben, welche keine Formveränderungen zeigen (FUCHS, 45), denn selbst bei stärkster Ballung der Schwimmhautchromatophoren bleiben immer einige oberflächlich gelegene vollkommen expandiert. Ob es sich um keine echten Chromatophoren gehandelt hat, vermag ich nicht zu sagen. Uebrigens muß auch noch hervorgehoben werden, daß durchaus nicht alle Chromatophoren der Schwimmhaut gleichzeitig immer gleichstarke Ballungs- oder Expansionserscheinungen darbieten, nur bei sehr starken und langandauernden Reizen kann man eine solche Gleichmäßigkeit fast vollkommen erreichen. Ferner konnte von LEYDIG (77) an den dunklen Chromatophoren des Gehirns (Dura mater) keine Formveränderung nachgewiesen werden.

Es ist nun die Frage zu beantworten, welcher von beiden Zuständen der Pigmentverteilung den ruhenden, und welcher den aktiven darstellt. Darüber herrscht durchaus keine Uebereinstimmung bei den Autoren. Als den Ruhezustand sehen wohl die meisten Forscher in Uebereinstimmung mit HERING (8), V. WITTICH (31), SOLLAUD (111) die Expansion an, während GOLTZ (55), VULPIAN (120) sowie HERMANN (61) bei Froschlarven die Retraktionsphase als den Ruhezustand betrachten. Doch hat keiner der drei letztgenannten Autoren einen zwingenden Beweis für diese Anschauung erbracht. In letzter Zeit haben besonders die französischen Autoren, z. B. CARNOT (17) in Anlehnung an die von POUCHET bei Fischen und Krebsen vertretene Anschauung, sowie auch BABÁK (8) auf Grund von Versuchen an *Amblystoma* einen mittleren Ballungszustand als den Ruhezustand betrachtet, von dem aus nach beiden Richtungen hin aktive Veränderungen erfolgen. Diese Anschauung ist aber unhaltbar, weil wir den mittleren Ballungszustand als einen durch den Tonus des Nervensystems erzeugten kennen lernen werden, und ein Tonus immer einen Erregungszustand darstellt. Allerdings hat LISTER (82) angenommen, daß in den Zellen selbst eine Kraft vorhanden sein soll, die den Expansionszustand aktiv hervorruft, und daß diese Kraft vom Nervensystem aus gehemmt werde, und alle Reize, die zur Ballung führen, eine solche hemmende Wirkung auslösen. Diese Auffassung kann wohl heute nur noch historisches Interesse beanspruchen.

Auch die Xantholeukophoren zeigen Formveränderungen, obzwar sie, wie EHRMANN (31) hervorhebt, nicht ohne weiteres sichtbar sind. Denn sowohl V. WITTICH (129) als auch LEYDIG (77) geben an, daß an den gelben Zellen keine Formveränderungen wahrzunehmen sind. EHRMANN beschreibt diese Formveränderungen bei *Hyla* als Ausbuchtungen und Abschnürungen, doch hat BIEDERMANN (10) am gleichen Objekt keine solchen Veränderungen der Zellform erwähnt. Bei *Polypedates Reinwardtii* (SIEDLECKI, 110) zeigen die Xantholeukophoren beim Uebergang von der dunklen zur hellen Färbung eine Umwandlung der halb-

kugeligen Zellform in eine ellipsoide, wobei der früher oberflächlich gelegene Kern in die Tiefe der Zellen rückt und selbst mannigfache Formveränderungen zeigt. Außer diesen Formveränderungen treten an den Xantholeukophoren noch bestimmte Umlagerungen des gelben Farbstoffes und der Interferenzkörner innerhalb der Zellen auf, welche von Biedermann (10) und Ehrmann (31) an *Hyla* und von Siedlecki (110) an *Polypedates* beobachtet worden sind. Durch diese Umlagerungen kommen nun verschiedene Färbungen zustande. Das gelbe Pigment der Xantholeukophoren kann nach Biedermann folgende Verteilung zeigen: Im Stadium der Expansion, das bei grünen oder hellen Laubfröschen vorhanden ist, bilden die Interferenzkörner eine scheibenförmige Unterlage, über die sich fast genau ihrer Anordnung entsprechend das gelbe Pigment ausbreitet, so daß man nur durch diese hindurch die Körnchen zu erkennen vermag, weshalb die Zelle gelb gefärbt erscheint. In dieser Verteilung zeigen die Interferenzkörner eine solche Lage, daß sie im auffallenden Licht blau glitzern. Hat man aber eine dunkle *Hyla* durch Erwärmen in der Hand silbergrau gefärbt, dann trifft man in den Xantholeukophoren das Retraktionsstadium an, in welchem die Interferenzkörnchen räumlich scharf getrennt sind von dem gelben Pigment, das zu einem rundlichen Klumpen geballt, zwischen den scheibenförmigen Anhäufungen der Interferenzkörner (Fig. 80 liegt. Diese letzteren sind dichter zusammengedrängt und erscheinen im auffallenden Licht matt.

Im Anschluß an die bisher geschilderten Erscheinungen der Expansion und Retraktion der Pigmente in den Xantholeukophoren und Melanophoren ist es uns möglich, das Zustandekommen der verschiedenen Farben, welche die Amphibien beim Farbenwechsel zeigen, befriedigend zu erklären. Ich führe hier als Beispiel die Farben von *Hyla arborea* nach Biedermann (10) an, da die Farben der anderen Amphibien auf ganz analoge Weise zustande kommen.

Das weitverbreitete Grün ist nicht durch ein grünes Pigment hervorgerufen, wie bereits v. Wittich (129) u. a. ältere Forscher erkannt hatten. Beim



Fig. 80.

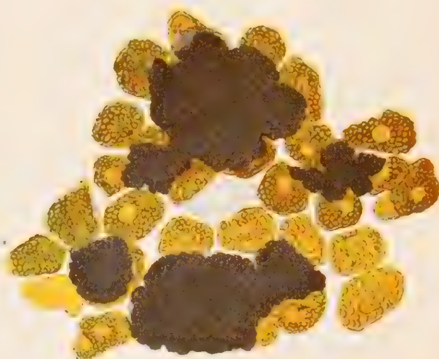


Fig. 81.

Fig. 80. *Hyla arborea.* Unterschenkelhaut von einem hellgrau gefärbten Exemplar. Das gelbe Pigment erscheint zu größeren Klumpen geballt. (Nach Biedermann.)

Fig. 81. *Hyla arborea.* Haut des Unterschenkels von einem citronengelb gefärbten Exemplar im durchfallenden Licht gesehen nach Entfernung der Epidermis. (Nach Biedermann.)

Laubfrosch kommt die grüne Färbung durch folgende Pigmentverteilung zustande: Der gelbe Farbstoff ist oberflächlich expandiert, ebenso auch das dunkle Pigment der Melanophoren, die Netze bilden und ihre pigmenthaltigen Fortsätze bis zu der Schicht der Xantholeukophoren aussenden. Diese letzteren erscheinen auf dem dunklen Grunde der Melanophoren blau und dazu mischt sich das Gelb des ausgebreiteten gelben Farbstoffes, wodurch die Subtraktionsfarbe Grün entsteht. Je mehr nun das schwarze Pigment der Melanophoren in die oberflächlicheren Fortsätze sich vorschiebt, um so dunkler wird das Grün.

Die gelbe Färbung von *Hyla* kommt dadurch zustande, daß der gelbe Farbstoff der Xantholeukophoren expandiert ist, während das dunkle Pigment der Melanophoren vollkommen retrahiert ist (Fig. 81).

Tritt nun bei einem gelb gefärbten Tier auch noch eine Retraktion des gelben Pigmentes ein, dann erscheint es weißlichgrau. Wenn nun in diesem Zustand das Pigment der Melanophoren expandiert, dann färbt sich *Hyla* schwarz, wobei die dunkel pigmentierten Ausläufer der tiefgelegenen Melanophoren die Xantholeukophoren umfassen oder ganz überdecken (Fig. 82, 83).

Die verschiedenen braunen, roten und ocker Farben bei *Rana temporaria* und den verschiedenen Kröten kommen in gleicher Weise dadurch zustande, daß hier ein rotes Pigment zu den übrigen hinzukommt.



Fig. 82. *Hyla*. Haut des Unterschenkels bei sehr dunkler (fast schwarzer) Färbung. Das gelbe Pigment ist nicht mit dargestellt. (Nach BIEDERMANN.)

Als letzte Farbe ist noch das Blau zu erwähnen, das namentlich die Männchen von *Rana esculenta* und *fusca* im Frühjahr zeigen. Die erste Beobachtung rührt wohl von STEENSTRUP (112) her, der blaubereifte Männchen von *Rana platyrrhinus* in einer Bucht des Tuelsöe bei Soröe angetroffen hat. Später hat LEYDIG (75, 76) wiederholt auf diese Blaufärbung hingewiesen, die auch von HALLER (57) sowie EHRMANN (31) erwähnt wird. Nach LEYDIG (75, 76) sind drei Faktoren am Zu-

standekommen des Blau beteiligt: 1) ein weißliches, vielleicht blau irisierendes Pigment, das sich in den obersten Schichten der Lederhaut ausbreitet, 2) die tiefer liegenden dunklen Pigmentzellen und 3) die Schwellung der Lederhaut durch Füllung ihrer Lymphräume. Die schwarzen Chromatophoren umspinnen mit ihren Fortsätzen das weißliche Pigment, wobei die Schwellung der Lederhaut das Durchscheinende des blauen Reifes hervorbringt. Je nach dem Expansionszustand der Melanophoren und der Füllung der Lymphräume kann das Blau zwischen Blaugrau und Sattblau wechseln. Ehrmann (31) läßt das Blau durch die Wirkung eines trüben Mediums (Xantholeukophoren ohne gelbes Pigment) auf einem dunklen Grund entstehen. Es gelang ihm durch Auflegen eines Kochsalzkristalles auf die graue Haut einer *Hyla* künstlich die blaue Farbe zu erzeugen, wobei eine mächtige Expansion des schwarzen Pigmentes eingetreten ist.



Fig. 83. *Hyla.* Unterschenkelhaut von einem sehr dunklen Tier. Das gelbe Pigment erscheint in den Lücken geballt. (Nach Biedermann.)

Die Pigmentbewegung in den Pigmentzellen der Amphibien ist nach der Erfahrung fast aller Autoren eine langsame. Nähere Zeitbestimmungen liegen nur von Hertel (62) vor bei Einwirkung von ultraviolettem Licht, wo nach einer 2 bis 3 Minuten dauernden Bestrahlung die Bewegung begann und nach 10 bis 15 Minuten eine maximale Pigmentretraktion bei Tritonenlarven beobachtet wurde. Êternod und Robert (33) sahen bei Fröschen vollständige Ballung vorher netzförmig expandierter Melanophoren binnen 1 Minute eintreten. Da aber keine genaueren Angaben über den Reizversuch vorliegen, so können natürlich solche absoluten Zeitangaben keinen größeren Wert haben. Aber alle Autoren, von Harless (58) angefangen, sind darüber einig, daß die Retraktion rascher abläuft als die Expansion, nur Hermann (61) behauptet das Gegenteil für Froschlarven, die durch Licht gereizt wurden. Ferner verdient Flemmings (41) Beobachtung erwähnt zu werden, daß an kleineren Zellen von Salamanderlarven die Bewegungen rascher sind als an großen. Endlich scheint es nach den Beobachtungen von Fuchs (45), daß die Melanophoren der verschiedenen Hautbezirke verschieden rasch reagieren, denn die Schwimmhautchromatophoren zeigten stets eine langsamere Reaktion als die der Rückenhaut.

4. Der Mechanismus der Formveränderung.

Daß die Kräfte zur Formveränderung in den Chromatophoren selbst gelegen sind, darüber sind sich die Forscher vollkommen einig, denn Harless' (58) Anschauung, daß die Aenderungen der Pigmentverteilung durch einen von außen auf die Zellen ausgeübten Druck zustande kommen sollten, ist bereits von v. Wittich (130) vollkommen widerlegt worden. Dagegen hat die Frage, ob die Expansion der Chromatophoren durch ein Aussenden von Fortsätzen zustande kommt, die bei der Retraktion wieder eingezogen werden wie die Pseudopodien, bis heute noch keine endgültige Beantwortung erfahren. Die älteren Forscher, wie v. Wittich (129, 130), Virchow (119), Hering (60) und besonders Leydig (72, 74, 77), Busch (16), Bimmermann (11), Pouchet (99), Vulpian (120) u. a., haben ohne Anführung besonderer Beweise angenommen, daß die Formveränderungen der Chromatophoren ein Kontraktionsphänomen seien

bzw. eine amöboide Bewegung darstellen. Hat doch HALLER (57) direkt von Wanderungen der Cutischromatophoren gesprochen. Von den neueren Forschern haben sich dieser Auffassung nur NÉGRE (93) und GOLOVINE (53) unbedingt angeschlossen, letzterer, weil es ihm gelang, bei expandierten Chromatophoren pigmentfreie Stellen der Fortsätze mit künstlichen Farbstoffen zu färben, während an vollständig retrahierten Chromatophoren niemals eine Färbung der Fortsätze gelang. Diese Beweisführung GOLOVINES halte ich für durchaus ungenügend, denn es kann sich bei diesen Färbungen sehr wahrscheinlich um mechanische Farbstoffniederschläge um die Pigmentkörnchen gehandelt haben, da pigmentfreie Fortsätze schwer färbbar sind. WINKLER (128) nimmt auf Grund von Reizversuchen mit konstantem Strom an, wobei an Zellen, die früher keine pigmentfreien Fortsätze erkennen ließen, während der Reizung pigmentierte Fortsätze auftreten, daß es sich hier um Aussenden von pseudopodenartigen Fortsätzen handle, während durch faradische Reizung diese Fortsätze eingezogen werden. Dieser Versuch beweist natürlich nur, daß die Pigmentverteilung bei faradischer Reizung eine andere ist, als bei galvanischer, aber er ist kein Beweis dafür, daß keine pigmentfreien Fortsätze vorhanden waren, da ja diese selbst an frischen Präparaten sehr schwer zu sehen sind. Daß bei wiederholten solchen Reizversuchen nicht immer genau die gleichen Fortsätze auftraten, ist auch kein Beweis für ein aktives Aussenden der Pseudopodien, denn einmal gibt WINKLER selbst zu, daß das Pigment „meist" wieder die frühere Bahn aufsucht. Wenn nun die Expansionen verschieden stark sind, nicht immer maximal, dann werden natürlich manche Fortsätze nicht mehr, andere weniger vollkommen mit Pigment erfüllt sein, so daß schon dadurch verschiedene Bilder der Chromatophoren auftreten müssen; außerdem gibt WINKLER selbst an, daß er eine sichere Retraktion pigmentfreier Fortsätze nicht gesehen hat.

In etwas veränderter Form haben EHRMANN (27, 31, 32) und FISCHEL (36), sowie CARNOT (17) dieser Hypothese sich angeschlossen, denn diese Autoren sind der Meinung, daß die Fortsätze der Pigmentzellen eingezogen und ausgestreckt werden, und FISCHEL gibt ausdrücklich an, daß bei den geballten Chromatophoren keine pigmentfreien Fortsätze vorhanden sind; aber neben diesen Formveränderungen spielen Körnchenströmungen noch eine Rolle.

Die zweite Auffassung über die Pigmentbewegung ist von LISTER (82, 83) und H. MÜLLER (92) zuerst vertreten worden; sie gipfelt darin, daß sich das Pigment infolge von Protoplasmaströmungen innerhalb der Zelle in präformierten Bahnen bewege, daß also die Fortsätze unveränderlich sind. Als Beweis für seine Meinung führt LISTER die Existenz der pigmentfreien Fortsätze an. Dieser Auffassung hat sich HERTEL (62) angeschlossen, ferner SIEDLECKI (110), sowie KAHN und LIEBEN (65). Die beiden letztgenannten Autoren beobachteten durch photographische Aufnahmen einer und derselben expandierten Schwimmhautmelanophore vor einer Pigmentballung und während der folgenden Expansion nach der Ballung, daß die Fortsätze bei den einander folgenden Expansionen genau die gleichen sind. Auf Grund der veröffentlichten Photogramme muß unbedingt zugegeben werden, daß die Uebereinstimmung eine fast, wenn auch nicht ganz vollkommene ist. Diese kleinen Differenzen können sich leicht ergeben, wenn der Zell-

turgor der umgebenden Zellen sich ein klein wenig geändert hat, wodurch das Einströmen in einzelne feine Aeste erschwert wird. Aber ich muß entschieden bestreiten, daß aus dieser Uebereinstimmung, auch wenn sie absolut vollständig wäre, gefolgert werden darf, daß hier ein sicherer Beweis dafür vorliegt, daß die Chromatophoren keine Fortsätze aussenden und das Pigment in unveränderlich festen Bahnen sich bewege. Denn wenn die Chromatophoren bei einer maximalen Expansion — und nur bei solchen besteht eine Uebereinstimmung — pseudopodienartige Fortsätze aussenden würden, so müßten diese in den Intercellularlücken gelegen sein, und diese sind natürlich auch nicht veränderlich, so daß also auch dann gleiche Bilder bei aufeinander folgenden Expansionen zustande kommen müßten. Somit ist auch die Anschauung, daß es sich bei den Pigmentverschiebungen nicht um Aussenden und Einziehen von Fortsätzen handelt, nicht streng bewiesen.

Biedermann (10) hält zwar die Bewegung der Pigmentkörnchen auf präformierten Bahnen für sicher, aber es wäre doch möglich, daß die Zelle, wenn die Pigmentretraktion vollkommen erfolgt ist, auch noch die pigmentfreien Fortsätze einzöge. Denn wenn die Körnchenbewegung infolge des beweglicheren Endoplasmas rascher erfolgte, als die Bewegung des zäheren Hyaloplasmas, dann wäre die Existenz pigmentfreier Fortsätze genügend erklärt. In diesem Sinne deutet auch Schuberg (108) seine Befunde am Axolotl, wo es manchmal gelang, die pigmentfreien Fortsätze mit Dahlia zu färben, manchmal aber an retrahierten Zellen, deren Protoplasma gut gefärbt war, keine Fortsätze zu sehen waren.

Ueber die Ursachen, welche die Pigmentverschiebungen veranlassen, sind wir noch vollkommen im unklaren.

5. Die Innervation der Chromatophoren.

Daß die Chromatophoren der Amphibien unter dem Einfluß des Nervensystemes stehen, ist durch eine Unzahl physiologischer Experimente und Beobachtungen zweifellos festgestellt. Trotzdem ist es aber bis heute noch nicht gelungen, den letzten Zusammenhang der Nerven mit den Chromatophoren, also die Nervenendigungen, einwandfrei histologisch darzustellen.

Szczesny (116) hat wohl die zu den Chromatophoren hinziehenden vermeintlichen Nervenfasern abgebildet, aber es können der Beschreibung nach, die ich allerdings nur nach dem Referat kenne, keine Nerven gewesen sein. Leydig (77) begnügt sich mit der Angabe, daß sich die kontraktilen Pigmentzellen der Epidermis mit Nervenfasern verbinden, während Haller (57) wenigstens die vermeintlichen Nervenendigungen an den Pigmentzellen näher beschreibt; aber daraus geht mit Bestimmtheit hervor, daß es sich nicht um Nervenfasern handelt. Auch Ehrmann (26) hat eine Beschreibung und Abbildung der an die Chromatophoren herantretenden Nervenfasern gegeben, aber Ehrmann (32) hat später selbst erklärt, daß die früher beschriebenen Nervenendigungen nicht die letzten Nervenendigungen sind; aber als pigmentfreie Zellfortsätze will er seine vermeintlichen Nervenfasern auch nicht gelten lassen. Jedenfalls konnte Ehrmann die histologische Natur dieser Elemente nicht erklären. Eberth und Bunge (25) konnten mit der Golgi-Methode ebenso wie Golovine (53) die Nervenendigungen an den Chromatophoren der Froschhaut nicht beobachten; dagegen gibt Sollaud (111) an, daß er an Fröschen die gleichen Nervenendigungen gesehen habe wie Ballowitz an Fischen. Aber aus der veröffentlichten Beschreibung kann ich keine Uebereinstimmung der Befunde Sollauds mit denen von Ballowitz entnehmen. Nach Sollaud soll jede Chromatophore gewöhnlich mehrere Fasern erhalten, die sich in der Nachbar-

schaft der Zelle in feine knötchenförmige Fäserchen teilen, die häufig miteinander anastomosieren. Die letzten Nervenendigungen hat auch SOLLAUD nicht gesehen, wie er selbst sagt, aber ich bin auch darüber im Zweifel, daß die als Nerven beschriebenen Gebilde wirklich Nerven waren, so daß bis heute eine zweifellose Beobachtung des anatomischen Zusammenhanges von Nerven und Chromatophoren noch nicht vorliegt. Selbstverständlich ändert dies nichts an der Tatsache, daß eine solche Verbindung unbedingt bestehen muß.

D. Die Pigmente.

1. Form und Anordnung der Pigmente.

Das schwarzbraune Pigment, welches in stärkerer Anhäufung schwarz, in dünneren Schichten bräunlich erscheint, ist von mehr oder weniger feinkörniger Beschaffenheit. Die einzelnen Granula haben eine rundliche Gestalt und können sich zu größeren Brocken aneinander legen. Sowohl FISCHEL (36) als auch REINKE (103) haben an Salamanderlarven beobachtet, daß die künstlich gebleichten Pigmentkörner sich künstlich färben lassen, daß also das dunkle Pigment an ein besonderes Substrat innerhalb der Zelle gebunden ist. REINKE ist der Meinung, daß die in anderen Zellen enthaltenen kristallinischen Einschlüsse die ungefärbten Vorstufen der dunklen Pigmentkörner seien, weil er innerhalb einzelner Zellen beiderlei Elemente antraf. Aber diese Anschauung ist zweifellos irrig, da wir wissen, daß dunkles Pigment in den Leukophoren neben den Guaninkörnern nicht selten auftreten kann.

Das gelbe oder gelblichweiße Pigment ist in den Zellen in etwas unregelmäßig geformten größeren Tröpfchen oder Tropfen enthalten, die häufig als fettige oder ölige Kügelchen oder Klümpchen beschrieben werden (POUCHET, 100; LEYDIG, 73; EHRMANN, 31, u. a.). FISCHEL (36) erwähnt, daß auch dieses helle Pigment sich bleichen lasse, aber es gelingt nicht, die entsprechenden Körner später zu färben. Auch ein rotes Pigment in Form von fettigen Kügelchen wird von LEYDIG (74) bei *Salamandra perspicillata* beschrieben; vielleicht gehört hierzu auch das rosenrote Pigment von *Bufo variegata* und *vulgaris*, sowie das nicht näher untersuchte rote Pigment von *Rana temporaria*.

LEYDIG (73) erwähnt ein körniges, rein weißes Pigment, das nicht kristallinisch ist; bei Amphibien ist es weniger verbreitet als bei Reptilien. Nach LEYDIG soll es eine Verwandtschaft mit dem gelbweißen Hautfarbstoff der Arthropoden haben. Ferner wird sowohl von LEYDIG (73) als von EHRMANN (31) ein eigenes irisierendes Pigment beschrieben, das wohl etwas anderes ist als die in den Xantholeukophoren enthaltenen Interferenzkörner. Ueber die Eigenart dieses Pigmentes geben die Autoren leider keine Aufschlüsse.

Als letzte der färbenden Substanzen sind die in den Xantholeukophoren bzw. Leukophoren enthaltenen Interferenzkörner anzuführen, welche zwar, streng genommen, nicht zu den eigentlichen Pigmenten im engeren Sinne gehören. Der erste Untersucher v. WITTICH (129) beschreibt sie als säulenförmige, krystallinische Stäbchen, die farblos und schwach lichtbrechend sind und im auffallenden Licht lebhafte Interferenzfarben zeigen und stark glitzern. Die Größe der sphärischen Körperchen wird von POUCHET (100) auf etwa 1 μ angegeben; diese kristallinischen Körper zeigen eine blättrige Struktur von parallel übereinander liegenden feinen Lamellen (POUCHET, 100; BIEDERMANN, 10). NEUMANN (94) beschreibt scharfeckige rhombische Tafeln, die von je zwei parallelen Konturlinien begrenzt werden, während BIEDERMANN bei *Hyla* eine deutliche kristallinische Struktur nicht zu erkennen vermochte. Es scheinen eben, wie LEYDIG (74, 77, 78) in seinen Arbeiten angibt, ziemlich große Unterschiede in der Form vorzukommen, denn LEYDIG sagt, daß, solange die Körnchen klein sind, sie nicht irisieren; wenn sie aber kristallinisch werden oder gar Kristalle sind, dann irisieren sie. Eine feinkörnige

Form haben die Körnchen von *Bufo vulgaris,* die aber trotzdem irisieren. Die Körnchen sind, wie bereits v. Wittich (129) fand und von Ewald und Krukenberg (34) bestätigt wurde, doppeltbrechend.

Die Verteilung des Pigmentes in der Zelle ist ziemlich gleichmäßig, aber wenn wenig Pigment vorhanden ist, so liegt es in der Nähe des Kernes. Die epithelialen Chromatophoren des Frosches und der Salamanderlarve zeigen aber nur selten eine gleichmäßige Verteilung des Pigmentes durch das ganze Plasma; gewöhnlich ist das Pigment in den oberen Partien der Zelle angesammelt, so daß es eine Schale oder eine Sichel bildet (Ehrmann, 27), oder die Zellen bei mittlerer Einstellung des Mikroskopes schwarz konturiert erscheinen (Zimmermann, 133). Außerdem gibt Ehrmann an, daß bei sich teilenden Chromatophoren eine Anordnung der Pigmentkörnchen entsprechend der achromatischen Kernfigur auftritt.

2. Chemisches Verhalten des Pigmentes.

Das dunkle oder schwarze Pigment der Amphibien wird zur Gruppe der Melanine gerechnet; offenbar handelt es sich aber bei den verschiedenen Amphibien um verschiedene Melanine, wie besonders die verschiedenen Angaben über die Löslichkeit des Farbstoffes zeigen. Es ist unlöslich in Wasser, Aether, Alkohol und wird von Schwefelsäure, nach Jarisch (63) von Mineral- und Pflanzensäuren nicht angegriffen; dagegen gibt Magnan (85) an, daß Salpetersäure es löst. Die Lösung wird beim Erhitzen rot und durch Verdünnen gelb. In Alkalien unlösliche Melanine haben gefunden Jarisch (63), sowie Magnan (84), welcher Autor sogar angibt, daß das Melanin durch Kochen mit Kalilauge nicht verändert wird und darauf seine Reindarstellung des Melanins basiert, während Marchesini (86) angibt, das Melanin der Batrachier sei löslich in Kalilauge; Pepsin-Salzsäure verändert das Melanin nicht (Jarisch, 63). Mit Ferrocyankalium und Salzsäure behandelt, gibt es keine Berlinerblaureaktion, woraus Jarisch schließt, daß das Melanin kein Eisen enthalte, ebenso gibt auch Magnan (85) keinen Eisengehalt an und erwähnt, daß das Melanin mit Ferrocyankali, sowie mit Kupfersulfat eine grüne Färbung zeigt. Ob alle Melanine der Amphibien eisenfrei sind, ist damit noch keineswegs entschieden, aber selbst wenn das der Fall sein sollte, so darf daraus noch nicht gefolgert werden, daß das Melanin nicht vom Blutfarbstoff abstammt.

Das Melanin wird entfärbt durch Chlor, Chromsäure, sowie Wasserstoffsuperoxyd (Jarisch, 63). Nach der von Magnan (85) veröffentlichten Elementaranalyse zeigt das von ihm dargestellte Batrachier-Melanin folgende Zusammensetzung: C 58—53 Proz., H 3,5—6 Proz., N 8—15 Proz., O 21—30 Proz., S 0,3—0,5 Proz. Es ist dies ein verhältnismäßig schwefelarmes Melanin.

Der gelbe Farbstoff der Amphibien ist sehr viel eingehender untersucht worden. Schon den ersten Untersuchern, wie v. Wittich (129, 130), Hering (60), Leydig (73, 74), Pouchet (100) war die Löslichkeit des Farbstoffes in Alkohol bekannt, denn schon v. Wittich (130) hatte damit das Grau- bzw. Blauwerden der in Spiritus aufbewahrten grünen Frösche erklärt. Die Löslichkeit des Farbstoffes in Aether war bereits Hering (60) und Pouchet (100) bekannt, so daß die schon genannten Autoren den gelben Farbstoff als einen fettähnlichen Körper bezeichnen, der nach dem Verdampfen der Lösungsmittel in Form von Tropfen zurückbleibt. Ferner hatte Harless (58) und Hering (60) ganz richtig beobachtet, daß

das gelbe Pigment von verdünntem Aetznatron nicht angegriffen wird. Genauer untersucht wurde aber der Farbstoff erst durch Krukenberg (71), der ihn in Uebereinstimmung mit Kühne Lipochrin nannte. Die Alkohol-Aether-Chloroformextrakte dieses Farbstoffes der Froschhaut sind rein gelb, in verdünnter Lösung gelbgrün; die Schwefelkohlenstofflösung zeigt orangegelbe Färbung. Ganz ähnlich verhält sich der gelbe Farbstoff von *Hyla* und verschiedenen *Bufones* (*viridis, calamita, vulgaris*), ein analoges Verhalten zeigt auch der Orangefarbstoff von *Triton* und *Salamandra*, nur sind die Alkohol- und Aetherlösungen orange, die Schwefelkohlenstofflösungen orangerot gefärbt. Doch ist besonders zu bemerken, daß aus der Haut von *Salamandra* selbst beim Erwärmen der Farbstoff nur sehr langsam an die genannten Lösungsmittel abgegeben wird, und das ist wohl der Grund, warum Leydig (74) irrtümlicherweise angab, das gelbe Pigment von *Salamandra maculata* sei in Alkohol unlöslich „und gehöre wohl zu den sonst weißen Pigmenten, welche Harnsäureverbindungen darstellen“, womit Leydig das Guanin meint. Aber nach Krukenberg ist das gelbe Lipochrin der Anuren das gleiche wie das orangefarbene der Urodelen, denn beide zeigen übereinstimmende Spektra. Die angegebene verschieden schwere Löslichkeit soll darauf beruhen, daß das Lipochrin mit einem anderen Stoff verbunden ist. Leicht löslich sind die Orangefarbstoffe der Salamandrinen und Anuren in einer 2-proz. Natriumkarbonatlösung; doch zeigen diese Lösungen keine Absorptionsbänder. Auf Zusatz von stärkeren Mineralsäuren verblaßt der Farbstoff. Nach dem Eindampfen am Wasserbad bleibt dann ein brauner Rückstand zurück, der an Alkohol keinen Farbstoff abgibt.

Die gelben Farbstoffe werden durch konzentrierte Schwefelsäure und Salpetersäure grün oder blau gefärbt, während Jodjodkali nur den gelben Farbstoff der Tritonen blaugrün färbt, bei den übrigen von Krukenberg untersuchten gelben Amphibienfarbstoffen aber keine Reaktion zeigt.

Besonders wichtig ist, daß Krukenberg bei allen untersuchten gelben und orange Farbstofflösungen im Prinzip übereinstimmende Absorptionsbänder fand; die alkoholischen Lösungen zeigen einen breiten Streifen, der die Linie F umschließt, dann einen breiten Streifen vor G, der mit einer mehr oder weniger deutlichen Unterbrechung in das kontinuierliche lange Absorptionsband übergeht, das das blaue Ende des Spektrums verkürzt. Die bei der spektralen Untersuchung der Lösungen verschiedener Arten hervortretenden Unterschiede führt Krukenberg auf Beimischungen anderer Körper in den Lösungen zurück. Es kann nach den von Krukenberg ermittelten Eigenschaften kein Zweifel sein, daß das Lipochrin der Amphibien ein zu den Luteinen gehöriges Lipochrom ist; vielleicht sind die von Krukenberg beobachteten Verschiedenheiten der Löslichkeit und des spektralen Verhaltens dahin zu deuten, daß hier verschiedene nahe verwandte Luteine vorliegen. Die Untersuchungen von Magnan (84, 85) haben Ergebnisse gezeitigt, die mit denen der früheren Autoren nicht ganz übereinstimmen. Auch Magnan beschreibt ein gelbes Pigment, welches im wesentlichen wohl die Eigenschaften des Krukenbergschen Lipochrins zeigt. Aber im Gegensatz zu Biedermann (10) und den früher genannten Autoren wird angegeben, daß Kali- und Natronlauge (?) lösend wirken sollen, außerdem finden sich widerspruchsvolle Angaben über eine entfärbende Wirkung des Sauerstoffes auf die nicht-lichtbeständigen

Lösungen. Ferner wird von Magnan (84) angegeben, daß der nach dem Verdampfen der alkoholischen oder ätherischen Lösungen erhaltene fettige Rückstand aus oktaedrischen Kristallen (von 20 μ Länge und 12 μ Breite) des gelben Farbstoffes besteht. Ferner will Magnan (84, 85) noch einen eigenen, in Eisessig löslichen, in Alkohol und Aether unlöslichen braungelben Farbstoff dargestellt haben, der nicht kristallisiert und nur bei roten Fröschen sich findet. Auch einen grünen Farbstoff hat Magnan (84, 85) aus der Haut der Batrachier dargestellt, trotzdem bisher noch niemand grünes Pigment bei Amphibien mikroskopisch beobachtet hat. Meiner Meinung nach handelt es sich dabei entweder um Zersetzungsprodukte des gelben Lipochrins oder um andere Beimischungen zu seinen Farbstofflösungen. Dieser grüne Farbstoff soll leicht löslich sein in 50-proz. Alkohol, in 3-proz. Kali- und Natronlauge, in Benzin, dagegen wenig löslich in Wasser. Beim Verdampfen der Benzinlösung im Vakuum soll der Farbstoff einen dunkel-flaschengrünen, fettigen, nicht-kristallinischen Rückstand geben. Sehr verdächtig ist die Angabe, daß der Farbstoff in angesäuertem Wasser eine weiße Wolke liefert, die in Suspension bleibt und nach Magnans (85) Meinung Guanin sein soll. Die Lösungen des grünen Farbstoffes sind am Licht nicht beständig, jedoch in der Dunkelheit monatelang haltbar.

Das rote Pigment wird nach Leydig (73) von Alkohol „zerstört“, womit offenbar gelöst gemeint ist, da es dann in den Präparaten nicht mehr sichtbar ist. Aus der Haut brünstiger Weibchen von *Rana temporaria* hat Magnan (84, 85) einen nur in Ammoniak löslichen roten Farbstoff erhalten, der also mit dem Leydigschen nicht identisch sein kann. Beim Verdampfen der ammoniakalischen Lösung bleibt ein orangefarbener Rückstand übrig. Die Lösung des Farbstoffes wird in Salzsäure und Schwefelsäure gelb, durch Essigsäure und Phosphorsäure braungelb, durch Salpetersäure zuerst goldgelb, dann grün. Kali- und Natronlauge färben sie goldgelb. Am Licht ist die Lösung unbeständig, selbst in der Dunkelheit wird sie braun, behält dann aber ihre Farbe. Die Lösungen absorbieren die blauen und gelben Strahlen. Eine genauere chemische Klassifizierung des roten Pigmentes von Magnan ist auf Grund der vorliegenden Angaben nicht möglich.

Die Interferenzkörner der Xantholeukophoren, sowie der Leukophoren werden, wie bereits v. Wittich (129) festgestellt hat, durch Alkohol nicht verändert, dagegen lösen sie sich in Säuren und Alkalien. Hering (60) konnte beobachten, daß schwache Kalilauge aus den Xantholeukophoren die Kristalle löst, während der gelbe Farbstoff zurückbleibt; ebenso wirkt auch Natronlauge (Biedermann, 10). Nach Pouchet (100) sind die Körnchen der Iridocyten widerstandsfähig gegen schwache Mineralsäuren, werden aber in konzentrierter Essigsäure, sowie in Alkalien gelöst. Durch lange Einwirkung von Alkohol, Aether verlieren sie ihre früher geschilderten optischen Eigenschaften und erlangen sie auch nicht mehr wieder, wenn sie nachher längere Zeit in Wasser liegen. Der Fäulnis widerstehen die Kristalle längere Zeit. Nach Ewald und Krukenberg (34) sowie nach Neumann (94), der auch die charakteristischen Kristalle des salzsauren Salzes darstellte, handelt es sich um Guaninkristalle, die von Leydig (78) irrtümlich als eine Harnsäureverbindung angesehen wurden. Ewald und Krukenberg finden die Haut von Fröschen sehr reich an Guanin, auch bei *Bufo vulgaris* und

calamita konnten sie nach einigen negativen Versuchen Guanin nachweisen. Dagegen fand sich in der Haut von Axolotln kein Guanin, da Zellen mit doppeltbrechendem Inhalt nicht zu beobachten waren, so daß höchstens nur Spuren davon bei Axolotln vorhanden sein könnten.

3. Die Bildung des Pigmentes.

Die bis heute noch unentschiedene Frage der Pigmentbildung ist wohl die verwickeltste der ganzen Pigmentphysiologie, vor allem deshalb, weil die verschiedenen Autoren sich gar nicht darüber klar waren, daß nicht alle Beobachtungen an Larven auf das ausgewachsene Tier übertragen werden dürfen, ja, daß sogar während der einzelnen Larvenzeiten ganz verschiedene untereinander nicht direkt vergleichbare Verhältnisse vorliegen. Ferner wurden die Beobachtungen kritiklos von einer Art auf die andere übertragen und verallgemeinert, so daß ein Chaos von Widersprüchen entstand, aus dem sich auch heute kaum eine befriedigende Darstellung des gesamten Materials geben läßt. Die Frage der Pigmentbildung wurde durch Aeby (2) angeschnitten, der erklärte, daß nach seinen Befunden bei Vögeln, Säugetieren und Menschen kein Pigment im Epithel gebildet, sondern durch Wanderzellen eingeschleppt werde. Damit war natürlich auch sofort die Frage gegeben: woher stammt das Pigment, wo ist seine Bildungsstätte? Damit war aber wieder die weitere Frage verknüpft, aus welchen Substanzen des Organismus entsteht das Pigment, ist es ein Umwandlungsprodukt des Blutfarbstoffes, oder wird es durch den Zellstoffwechsel innerhalb der Zelle selbst gebildet und aus welchen Substanzen?

In dieser Darstellung werde ich mich nur auf die an Amphibien gemachten Beobachtungen beschränken. Denn der größte Fehler, der in dieser schwierigen Frage gemacht wurde, liegt meines Erachtens darin, daß man die Pigmente der Haare, Federn, Epidermis von Säugetieren und Vögeln mit den Pigmentzellen der Amphibien und Reptilien kritiklos durcheinander warf und jede Zelle, die im Mikroskop schwarze oder braune Körnchen zeigte, als „Pigmentzelle“ ansah und jedes schwarze oder braune Körnchen als „das Pigment“ bezeichnete. Dadurch sind jene Unklarheiten entstanden, welche die Frage nach der Pigmentbildung ganz hervorragend auszeichnen. Es war einer der schwersten Irrtümer, daß man glaubte, die Frage der Pigmentbildung mit Erfolg diskutieren zu können, ohne eine Ahnung von der Entwicklungsgeschichte der Chromatophoren zu haben. Diesen Irrtum richtig erkannt zu haben und eine systematische Untersuchung der Chromatophorenentwicklung durchgeführt zu haben, ist das große Verdienst von Ehrmann (30, 32), das nicht dadurch geschmälert werden kann, daß einzelne Autoren in Detailfragen mit Ehrmann nicht übereinstimmen. Daher werde auch ich das Kapitel über die Pigmentbildung mit einer Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Pigmentzellen beginnen.

a) Entwicklung der Chromatophoren.

Um die Entwicklung des Pigmentes und der Chromatophoren genau verfolgen zu können, muß man die Beobachtungen an Embryonen, welche aus primär pigmentierten Eiern stammen (*Rana*, *Bufo*, *Pelobates*, *Siredon pisciforme*), von jenen trennen, die an Embryonen aus nicht originär pigmentierten Eiern (*Salamandra maculata* und *atra*, *Triton cristatus*) gemacht werden.

Schwach pigmentierte Eier besitzen: *Triton taeniatus* und *Hyla arborea*. Bei den originär pigmentierten Eiern sammelt sich das Pigment am animalen Pol. Im Morulastadium enthalten die kleinen Zellen des animalen Poles reichlich Pigment, während die des vegetativen Poles verhältnismäßig pigmentarm sind. Die analogen Verhältnisse finden sich auch an der Blastula und Gastrula, wo das Ektoderm pigmentiert ist, während das Entoderm nur an der Oberseite, entsprechend den eingestülpten Zellen des animalen Poles, reichlicher Pigment enthält. Dabei ist das Pigment hauptsächlich an der freien Oberfläche der Zellen angesammelt, wie es bei den pigmentierten Epithelzellen der Froschlarven bereits früher von Kodis (69) erwähnt wurde. Auch die Anlage des Mesoderms, sowie die Chorda enthalten bei *Amblystoma*-Larven noch reichlich primäres Eipigment, während bei Batrachiern zwar wechselnde, aber geringere Mengen des Eipigmentes ins Mesoderm gelangen. Ebenso ist das Pigment der Medullarfalten noch primäres Eipigment, sowie jenes der Mesenchymanlage.

Bei den aus primär pigmentfreien Eiern sich entwickelnden Larven von *Salamandra maculata* und *Triton cristatus* tritt das erste Pigment auf kurz vor jenem Zeitpunkt, wo sich die Augenlinse von ihrer ektodermalen Anlage abschnürt, bald nach der Zeit, wo die Auflösung der Ursegmente erfolgt ist (Ehrmann, 32). Diese Angaben stimmen auch mit denen von C. Rabl (101) überein, der das erste Auftreten von Pigmentzellen bei Amphibien zur Zeit beobachtet hat, wo sich die Auflösung der Cutislamelle der Urwirbel und die Bildung des Bindegewebes aus der parietalen Seitenplatte vollziehen, wo dann „einzelne Bindegewebszellen alsbald zu Pigmentzellen werden“, die sich frühzeitig aus dem Verbande ihrer Nachbarn loszulösen und eine gewisse Selbständigkeit zu erlangen scheinen. Infolgedessen sind bei primär nicht pigmentierten Embryonen die bis zu dem genannten Zeitpunkt angelegten Organe pigmentfrei. Das embryogene Pigment ist nach Ehrmann mesodermalen Ursprunges; und zwar treten die ersten Pigmentzellen an den hinteren Partien des Kopfes zwischen Auge und Gehörbläschen auf. Ehrmanns Anschauung vom mesodermalen Ursprung der Pigmentzellen hält Weidenreich (122) nicht für bewiesen, da man das Auftreten der Pigmentzellen nicht aus dem ersten Auftreten von Pigment ableiten darf. Dieser Einwand wird aber durch die Rablschen Beobachtungen widerlegt, da ja Rabl die noch unpigmentierten Mesodermzellen als die späteren Pigmentzellen bereits erkannt hat.

Die ersten embryonalen Pigmentzellen beschreibt Ehrmann (32) als spindel- oder wetzsteinförmige ovale Zellen, die anfangs fortsatzlos und nicht pigmentiert sind, aber verschieden sind von den Zellen des primären Bindegewebes, den Mesenchymzellen. Sehr spät erst treten die Melanoblasten untereinander und mit den Zellen des übrigen Bindegewebes in Beziehung. Die Zellen sind grünlichgelb und enthalten einen diffusen Farbstoff, der aber bald Körnchenform annimmt und in dicker Schicht schwarz erscheint.

Gleichzeitig mit den Pigmentzellen der rückwärtigen Teile des Kopfmesoderms entstehen auch die der vorderen Teile und der sekundären Augenblase. Schon frühzeitig treten mitotische Teilungen auf, die Melanoblasten wachsen dann in die tieferen Teile, aber alle Pigmentzellen des erwachsenen Tieres stammen aus primären Melanoblasten, welche unter dem Ektoderm zuerst in der Umgebung des Hirnbläschens aus dem Mesoderm entstanden sind. Dementsprechend müssen auch die in der Epidermis vorhandenen Chromatophoren nach Ehrmanns Auffassung aus der Cutis eingewachsen sein, wogegen von vielen Seiten energisch Widerspruch erhoben worden ist.

Bevor wir aber diese Streitfrage erörtern, wollen wir noch einen kurzen Blick auf die Entwicklung der primär pigmentierten Larven werfen. Auch hier tritt zur selben Zeit, wie bei den primär nicht pigmentierten Larven, die Ent-

wicklung des embryonalen Pigmentes im Mesoderm auf, aber alle vorher bereits aus den drei Keimblättern entstandenen Organanlagen enthalten noch das ursprüngliche Eipigment. WEIDENREICH (122) wendet sich aber gegen diese Auffassung EHRMANNs, daß es sich hier nur um primäres Eipigment handeln könne, da das Pigment in diesen Entwicklungsstadien wegen der Verteilung auf so viele Zellen nicht nur nicht vermindert, sondern eher vermehrt erscheint. Ich möchte diesem Einwand keine zu große Bedeutung zumessen, da es außerordentlich schwer, ja unmöglich ist, die absolute Pigmentmenge auch nur schätzungsweise anzugeben. Aber darin stimmt auch WEIDENREICH mit EHRMANN überein, daß in den späteren Entwicklungsstadien das primäre Pigment eine allmähliche Verminderung erfährt, während das embryonale zunimmt. Schon EHRMANN (32) hatte vor WEIDENREICH (122) gefunden, daß die Pigmentausbreitung vom kranialen zum kaudalen Ende und nach ventral fortschreitet; genauer untersucht wurde die Ausbreitung und Anordnung des Larvenpigmentes jedoch erst von WEIDENREICH (122), der zunächst darauf hinweist, daß das primäre Pigment keine tegumentäre (hüllenartige) Anordnung zeige und auf keine bestimmten Zonen oder Schichten beschränkt ist, was ja auch aus EHRMANNs Darstellungen ohne weiteres ersichtlich ist. Aber das sekundäre Pigment zeigt eine deutliche tegumentäre Anordnung, die WEIDENREICH in folgende Hüllen oder Pigmentdecken gliedert: 1) die kutane, welche in die epidermale und dermale zerfällt, 2) die perineurale bzw. epineurale, 3) die pericölomatische und endlich 4) die perivaskuläre. Dabei sind die dorsal gerichteten Seiten stärker pigmentiert als die ventralen, was von der Haut schon lange bekannt ist. Das zeitliche Auftreten der Hüllen ist nicht bei allen Tieren das gleiche, bei Amphibien tritt zuerst die kutane und perineurale Pigmentierung auf.

Wir wenden uns nun zur Frage nach der Herkunft der Epidermischromatophoren. Die von CIACCIO (20) vertretene Meinung, die Pigmentfiguren der Epidermis seien keine Zellen, sondern es handle sich um eine Bildung von Pigment aus der Intercellularsubstanz, kann wohl als endgültig widerlegt angesehen werden, da an der Zellnatur der Epidermischromatophoren heute nicht mehr zu zweifeln ist.

Schon frühzeitig hat EBERTH (24) die Auffassung vertreten, daß die Epidermischromatophoren ihr Pigment zwar erst in der Epidermis erhalten, daß die Zellen selbst aber vorher als farblose Wanderzellen in die Epidermis eingedrungen seien und somit erst in der Epidermis sich in Chromatophoren umwandeln. Später wurde jedoch angenommen, daß nicht nur das Pigment in der Epidermis entstanden sei, sondern auch die es tragenden Zellen umgewandelte Epidermiszellen sind. Dieser Standpunkt wurde besonders von JARISCH (63) vertreten, indem er einmal darauf hinweist, daß in der Epidermis von Froschlarven Pigment bereits vorhanden ist, wenn in der Cutisanlage noch kein Pigment zu finden ist. Da es sich aber hierbei um das primäre Pigment handelt, so ist dieser Grund nicht beweisend. Die zweite Stütze für seine Anschauung sieht JARISCH in der braunen Pigmentierung der Larvenzähne von Froschlarven, wo die Braunfärbung mit der Zunahme der Verhornung sich vermehrt. Hier ist von einer Einwanderung von Pigmentzellen keine Rede. Es zeigt sich vielmehr, daß die Braunfärbung da auftritt, wo beim Verhornungsprozeß die Zellkerne undeutlich zu werden beginnen. Aber auch diese Beobachtung ist nicht beweisend, denn aus JARISCHs Abbildungen geht hervor, daß es sich um eine ganz diffuse Braunfärbung handelt, aber nicht um körniges Pigment, so daß es unwahrscheinlich ist, daß es sich hier um ein gleiches Melanin handelt wie in den Chromatophoren. Auch S. MAYER (87) hält es für wahrscheinlich, daß die Epidermischromatophoren in der Epidermis selbst entstanden sind, wobei er die LANGERHANSschen Sternzellen, die häufig vereinzelte Pigmentkörnchen enthalten, mit der Entstehung

der Epidermischromatophoren in Beziehung bringt. In neuester Zeit ist Weidenreich (122) sehr entschieden für die Entstehung der Epidermischromatophoren innerhalb der Epidermis eingetreten. Er fand in frühen Embryonalstadien von *Salamandra atra* ramifizierte Chromatophoren in der Epidermis, ohne daß Zeichen einer Einwanderung zu erkennen waren, weshalb Weidenreich einen ektodermalen Ursprung dieser Chromatophoren vielleicht aus der Zellmasse des Verschlußgebietes des Neuralrohres für möglich hält. Einen mehr vermittelnden Standpunkt vertritt H. Rabl (102), der zwar eine selbständige Bildung des Pigmentes im Epithel annimmt, aber andererseits eine Umwandlung von Leukocyten in Pigmentzellen vertritt, indem sie zerfallende rote Blutkörperchen aufnehmen, wobei die Leukocyten ihre Form ändern. In manchen Fällen kann dann wohl ein zur Pigmentzelle umgewandelter Leukocyt in das Epithel eintreten. Es gibt also Rabl wenigstens eine teilweise Einwanderung oder richtiger Einschleppung des Pigmentes in die Epidermis zu. Uebrigens möchte ich hier anführen, daß Asvadourova (3) bei Tritonen, Salamandern und *Pleurodele* (?) ganz allgemein die Leukocyten als die Pigmentoblasten ansieht, weil sich in der Leber die Leukocyten mit Pigment beladen, wobei Kernveränderungen auftreten. Schon früher hatte Meyerson (91) in der Leber Zellen mit schwarzbraunem Pigment beobachtet, die er als wandernde Melanocyten (Pigmentzellen) bezeichnet und die er für identisch hält mit den Leukocyten, die im Blute gleichfalls mit schwarzem oder braunem Pigment beladen sein können. Diese Pigmente sind Reste von zerfallenen Blutkörperchen. Die in diesen umgewandelten Leukocyten vorhandenen Körnchen färben sich mit Neutralrot rot oder braun und sollen eine Vorstufe des Pigmentes sein. Zunächst wird man eine Identifizierung der Leukocyten und Chromatoblasten durch die Beobachtungen von Asvadourova als nicht genügend begründet ansehen müssen.

Gegen die Entstehung der Epidermischromatophoren in der Epidermis selbst hat sich ganz entschieden Ehrmann (27, 28, 32) ausgesprochen. Nach seinen Beobachtungen an Salamanderembryonen treiben die Melanoblasten des Mesoderms zapfenartige Sprossen in das Ektoderm, in welche auch ein Zapfen des Kernes hineintritt, der dann durch Abschnüren seinen Zusammenhang mit dem subepithelial gelegenen Kern der Melanophore verliert; der intraepitheliale Melanoblast teilt sich dann durch direkte Zellteilung, nachdem er zuvor Fortsätze ausgesandt hat, aber noch immer mit dem subepithelialen in Verbindung ist. Erst lange, nachdem sich die Melanoblasten in der Epidermis abgeschnürt haben, tritt bei Salamanderlarven Pigment in den übrigen Epidermiszellen auf, das durch ein direktes Ueberströmen von den Melanoblasten auf dem Wege ihrer Fortsätze in die übrigen Epidersmiszellen gelangen soll, mit denen sich die Fortsätze der Pigmentzellen direkt verbinden sollen. Auch am ausgewachsenen Tier soll das Einwachsen der Cutischromatophoren in die Epidermis in der genau gleichen Weise stattfinden. Eine Einwanderung der Epidermischromatophoren aus der Cutis nimmt auch Gegenbaur (51) als feststehend an, da er das allmähliche Vordringen der Cutischromatophoren in die Epidermis beschreibt. Aber im Gegensatz zu Ehrmann scheint Gegenbaur keine Abschnürung der Epidermischromatophoren aus denen der Cutis anzunehmen, sondern ein allmähliches Wandern der ganzen Zelle. Den gleichen Standpunkt vertritt auch Schuberg (108), der insbesondere darauf hinweist, daß die von Ehrmann beschriebenen Verbindungen zwischen Pigmentzellen und Epidermiszellen nicht als solche gedeutet werden können.

Endlich haben Kodis (69), sowie Winkler (127) das Pigment überhaupt in der Epidermis entstehen lassen, von wo aus es durch Wanderzellen in die tiefen Lagen des Körpers transportiert wird; und zwar sind diese Zellen nach der Auffassung von Kodis in Bindegewebszellen umgewandelte Epithelzellen, wofür

der Autor jeden Beweis schuldig geblieben ist. WINKLERS Beobachtungen sind an sich bildenden Regeneraten des Salamander- und Tritonenschwanzes angestellt, unmittelbar nach der Amputation. Schon 16 Stunden nach der Operation hat WINKLER Pigmentzellen gesehen, die sich aus dem Verbande der Zellen frei machen und Kugelform annehmen, die Pigment um den Kern enthalten; diese Zellen senden zuerst Fortsätze zwischen die anderen Zellen aus, später folgt auch der Kern, „und die ganze Zelle geht auf Wanderschaft". Daß dieser Prozeß nicht der normale Vorgang der Chromatophorenentstehung ist, wird durch EHRMANNS Befunde außer Zweifel gestellt, denn bei primär unpigmentierten Embryonen tritt das erste Pigment mesodermal auf. In WINKLERS Fall handelt es sich um die Vorgänge einer Wundheilung und Regeneration, bei denen ja die Leukocyten bzw. Wanderzellen eine große Rolle spielen. Es ist anzunehmen, daß WINKLERS Pigmentzellen Leukocyten oder Lymphocyten waren, die sich mit Blutfarbstoffresten oder anderen Zerfallsprodukten beladen hatten.

b) Ursprung des Pigmentes.

Von MEYERSON (91), EHRMANN (30, 32) und LIST (80, 81) wird die Meinung verfochten, daß das Pigment der Chromatophoren hämatogenen Ursprunges sei. Als eine besondere Stütze für diese Anschauung führt EHRMANN (32) an, daß die Melanoblasten niemals eine grünlichgraue Färbung zeigen, bevor nicht deutlich grünlich gefärbte Blutkörperchen in den Gefäßen vorhanden sind. Die Färbung erstreckt sich auf das Protoplasma der Melanophoren und ist eine Vorstufe des späteren Pigmentes. Der Farbstoff selbst soll aus den zugrunde gehenden roten Blutkörperchen in das Gewebe diffundieren und wird von den primären Melanoblasten aufgenommen, in denen er in das melanotische Pigment umgewandelt wird, da bei Amphibienembryonen und -larven das Pigment niemals außerhalb von Zellen gefunden wurde. Eine direkte Entstehung des Pigmentes aus Dotterplättchen, wie sie JARISCH (63) annimmt, hält EHRMANN für ausgeschlossen. Ferner weist EHRMANN (30) darauf hin, daß bei Axolotln, die allerdings primäres Epigment besitzen, nicht nur die Blutkörperchen selbst, sondern auch die Gefäßwände stark pigmentiert sind. An den Schwanzgefäßen von *Triton cristatus* hat LIST (80, 81) im Innern der Gefäße sowohl einzelne Pigmentkörnchen als auch Klumpen gesehen, die er auf einen degenerativen Zerfall der Blutkörperchen zurückführt, bei dem zuerst im Zelleib, später auch im Kern der Blutkörperchen Pigment auftritt. Dieses Pigment sammelt sich dann im Blutgefäß an, welches es auf unbekannte Weise verläßt und wird dann außerhalb der Gefäße von den Leukocyten aufgenommen und durch sie in die unterhalb der Epidermis gelegene Cutislage transportiert, von wo aus die Einwanderung in das Epithel erfolgen soll.

Ferner ist nach EHRMANN (30) in der Gitterschicht der Haut, die keine Blutgefäße besitzt, auch kein Pigment zu finden, und endlich steht die Entwicklung der Melanoblasten insofern in innigem Zusammenhang mit der Entwicklung der Blutgefäße, als sie sich zuerst in dem Kopfteil des Mesoderms bilden, aus dem die ersten Blutgefäße hervorgehen, wo sie sich in der Regel einem neu entstandenen Endothelrohr anschmiegen oder in dessen nächster Nähe liegen.

Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß kein einziger der für den hämatogenen Ursprung des Pigmentes angeführten Beweise wirklich stichhaltig ist. Vor allem muß man JARISCH (63) und WEIDENREICH

(122) unbedingt darin zustimmen, daß die topographische Nähe oder Auflagerung der Chromatophoren auf die Blutgefäße absolut keinen Schluß auf die Herkunft des Chromatophorenpigmentes gestattet, und das um so weniger, als Weidenreich ganz allgemein eine tegumentäre Anordnung der Chromatophoren auch an anderen Systemen (Nervensystem usw.) aufgefunden hat und außerdem konstatieren konnte, daß eine ganze Reihe von Blutgefäßen lange Zeit oder für immer pigmentfrei bleibt. Gegen das Auftreten von Pigment in den Blutkörperchen hat Jarisch eingewendet, daß es sich um feinste Luftbläschen gehandelt haben könnte, was aber von Ehrmann wegen des optischen Verhaltens des Pigmentes ganz entschieden in Abrede gestellt wird. Hingegen ist der weitere Einwand von Jarisch (63), daß die Epidermis bereits pigmentiert sei zu einer Zeit, wo die Cutis noch gar nicht angelegt sei, deshalb hinfällig, weil dieses Epidermispigment bei Froschlarven primäres Eipigment sein könnte. Aber selbst wenn alle bisherigen Einwände hinfällig wären, so ist damit noch immer nicht gesagt, daß das, was List und Ehrmann als Pigment innerhalb der Blutbahn und in den Blutkörperchen angesehen haben, in der Tat ein Melanin ist, da ja verschiedene Spaltungsprodukte des Blutfarbstoffes, z. B. Hämatin, dunkle Farbe haben.

Andere Autoren, wie Kodis (69), Mertsching (89) und Jarisch (63, 64) lassen das Pigment aus umgewandelten Kernsubstanzen oder aus Dotterplättchen (Jarisch, 63) entstehen. Die Beweisführung dieser Autoren ist aber noch weniger überzeugend als die für den hämatogenen Ursprung des Pigmentes. Mertsching (89) hebt hervor, daß das Pigment der Epidermiszellen zuerst im Kern der basalen Zellen auftritt, und je weiter nach oben gegen die freie Oberfläche zu die Zellen rücken, um so pigmentreicher werden sie. In den beiden obersten Lagen der Epidermis ist der Kern scheinbar ganz zerfallen und in Pigment aufgelöst. Da nun abgestoßene Oberhäutchen der Froschepidermis an pigmentfreien Stellen eine deutliche Färbung der Kerne mit Bismarckbraun zeigen, während an pigmentierten Zellen die Kerne ungefärbt bleiben, so schließt Mertsching daraus, daß das Pigment aus der Kernsubstanz entstanden ist, als ein Degenerationsprodukt derselben, genau so wie das Keratohyalin. Die Entstehung des Pigmentes der Chromatophoren ist aber, wie Mertsching selbst betont, damit nicht erklärt, da diese Beobachtungen sich nur auf das Pigment der Epidermiszellen beziehen. Aber selbst in diesem Falle halte ich das Fehlen der Bismarckbraunfärbung für keinen Beweis dafür, daß das Pigment aus dem Kern entstanden ist. Ganz ähnlich sind auch die vermeintlich positiven Beweise von Jarisch (63, 64). In den Epidermiszellen von Tritonen kommen Kugeln vor, die sich wie Kernsubstanz färben. Da in diesen Zellen aber auch ganz ähnliche Kugeln vorkommen, welche braun gefärbt sind und als Pigment erscheinen, so ist nach Jarischs Meinung dieses braune Pigment aus dem Kern entstanden, zumal neben den braunen Kugeln auch noch rote Vorstufen in derselben Zelle zu beobachten sind. Ferner führt Jarisch an, daß sich bei Fröschen, *Triton alpestris* und *Salamandra maculata*, an den mit Pigment erfüllten Zellen der Epidermis, die man als Wanderzellen mit eingezogenen Fortsätzen betrachtete, Vakuolenbildung nachweisen läßt. Diese Vakuolenbildung sei ein Zeichen der Pigmentumwandlung.

Was endlich die Entstehung des Pigmentes aus Dotterplättchen anbelangt, so hält JARISCH die Braunfärbung derselben, sowie das Auftreten von braunen Granulis in ihnen für einen genügenden Beweis dafür, daß das Pigment der Chromatophoren auch aus Dotterplättchen entsteht.

Aus allem bisher Angeführten geht nur das eine hervor, daß es nicht gelungen ist, die Entstehung des Pigmentes zu erklären, daß aber auch der Weg der einfachen histologischen Beobachtung allein niemals zu einem befriedigenden Ziel führen kann.

Einen ganz anderen Weg hat WEINDL (123) beschritten, um die Pigmententstehung bei Amphibien zu erforschen, indem er die von v. FÜRTH und SCHNEIDER (49) beobachtete Pigmentbildung aus Tyrosin durch im Körper vorhandene Tyrosinase auch an *Proteus anguineus* untersuchte. v. FÜRTH und SCHNEIDER gelang es, durch Einwirkung einer aus Schmetterlingspuppen (*Deiliphila elpenor* und *euphorbiae*) dargestellten Tyrosinase auf Tyrosin ein schwarzes Pulver zu erhalten, das in Wasser, Alkohol, Aether und den üblichen organischen Lösungsmitteln, sowie in verdünnten Alkalien bei Zimmertemperatur und sogar auch in kochender starker Salzsäure unlöslich war. Beim Schmelzen dieser Substanz mit reinstem Aetznatron entwickelte sich ein indol- und skatolartiger Geruch. Die Elementaranalyse ergab folgende Zusammensetzung: C 55,44 Proz., H 4,45 Proz., N 13,74 Proz. Daraus berechnet sich das Verhältnis von $N:H:C = 1:4,55:4,77$, welches dem für die Melanine als charakteristisch erkannten Verhältnis von $N:H:C = 1:5:5$ sehr nahekommt, weshalb v. FÜRTH und SCHNEIDER den aus dem Tyrosin durch Einwirkung der Tyrosinase entstandenen Körper als ein Melanin ansehen. Die beiden Autoren sprechen deshalb die Vermutung aus, „daß die physiologische Bildung melaninartiger Pigmente in den tierischen Geweben auf das Zusammenwirken von zweierlei Fermenten zurückzuführen sei: durch ein autolytisches Ferment könnte ein aromatischer Komplex aus dem Eiweißmaterial abgespalten und dieser sodann durch eine Tyrosinase in ein Melanin übergeführt werden“. Damit sind uns für die Pigmentforschung vielverheißende neue Wege eröffnet worden. WEINDL (123) hat nun einen Preßsaft von *Proteus anguineus* mit einer Tyrosinlösung versetzt und Eisensulfat sowie andere Metallsalze als Katalysatoren zugesetzt und konnte in dieser Mischung nach einiger Zeit einen dunklen Niederschlag erhalten. Daraus schließt WEINDL nun, es habe sich aus dem Tyrosin durch die im Olm enthaltene Tyrosinase Melanin gebildet. Die Möglichkeit dieses Vorganges kann zugegeben werden, aber WEINDLS Auffassung ist eine zurzeit vollkommen unbewiesene Hypothese, weil gar nicht feststeht, daß der amorphe dunkle Körper, welcher ausfiel, Melanin war und nicht ein unlösliches Metallsalz oder ein anderer Körper. Denn ohne die Metallsalzlösung tritt so gut wie kein schwarzer Niederschlag auf. Ferner ist natürlich auch nicht erwiesen, daß das fragliche Melanin gerade durch die Wirkung der Tyrosinase aus dem Tyrosin stammt. Da WEINDLS Versuche zu lückenhaft sind, kann man bis jetzt noch nicht mit ihren Ergebnissen rechnen. Aber es ist unbedingt erforderlich, daß der von v. FÜRTH und SCHNEIDER ausgesprochene Gedanke systematisch verfolgt wird.

Die Entstehung des Lipochroms, sowie der Guaninkörnchen der Xantholeukophoren ist noch sehr wenig erforscht. KODIS (69)

erklärt das hell-grüngelbe Pigment der Froschlarven für ein Auflösungsstadium des dunkelbraunen Pigmentes ohne irgendwelche Beweise für diese Deutung beizubringen. Ehrmann (32) hat beobachtet, daß das helle gelbe Pigment, sowie auch das Guanin später erscheint als das dunkle. Das gelbe Pigment fand sich erst bei *Amblystoma*-Larven von 2 cm Länge, bei Salamanderlarven von 3 cm und bei Tritonen noch später. Nach Ehrmann entstehen bei den Batrachiern Lipochrom bildende Sprossen aus dem Melanoblastennetz, welche in der Richtung gegen die Epidermis zu ziehen. Aus diesen Fortsätzen entwickelt sich dann, nachdem das Guanin hinzugekommen ist, eine Schicht polygonaler Zellen, welche einen weißen und gelben Farbstoff enthalten, nämlich die Xantholeukophoren. Reinke (103) glaubte, daß die hellen Pigmentzellen, welche einen kristallinischen metallisch glänzenden Inhalt haben (offenbar sind damit die Xantholeukophoren gemeint), die Vorstufen der dunklen Pigmentzellen sind, indem sich der kristallinische Inhalt allmählich in Körnchen umwandelt, die sich mit Farbstoff beladen. Daß diese Anschauung aber unrichtig ist, geht schon aus Ehrmanns Befund hervor, daß die Melanoblasten lange Zeit vor dem Auftreten der Xantholeukophoren vorhanden sind, was auch von Fischel (36) an Salamanderlarven bestätigt wird. Natürlich soll damit nicht gesagt sein, daß die Pigmentgranula der Melanophoren von allem Anfang an gefärbt sind und nicht ein ungefärbtes Vorstadium haben. Nach Fischels Beobachtungen darf man zweifellos annehmen, daß die das Melanin enthaltenden Körnchen zunächst ungefärbt oder wenigstens heller sind, die durch den Lebensprozeß der Zelle entweder selbst in Melanin umgewandelt werden, oder in denen sich das durch den Zellstoffwechsel gebildete Pigment ablagert.

4. Beeinflussung der Pigmentbildung durch innere und äußere Faktoren.

Von weitgehendem Einfluß auf den Umfang der Pigmentbildung ist vor allem das Alter der Tiere, wie Kammerer (67) an *Proteus anguineus* feststellen konnte, bei denen durch Belichtung Pigmentbildung hervorgerufen wurde. Je älter die Tiere waren, um so langsamer und unvollständiger war die Pigmentbildung im Licht. In einem mittleren Alter, bei Tieren von 15—22 cm Länge, war die Pigmentbildung anfangs eine ganz gute, aber sie wurde später immer langsamer und hörte schließlich ganz auf, bevor noch die Versuchstiere die maximale Dunklung erreicht hatten, welche jüngere Tiere unter sonst gleichen Bedingungen zeigen. Ganz alte Weibchen von 22 bis 30 cm Länge bildeten überhaupt kein dunkles Pigment mehr, sondern vermehrten im Lichte nur das hellgelbe Pigment.

Auch das Geschlecht hat einen deutlichen Einfluß auf die Pigmentbildung, indem in Kammerers Versuchen Männchen mehr Pigment bilden als Weibchen. Nur bei Tieren, die kaum 1 Jahr alt sind (11—15 cm Länge), tritt der Geschlechtsunterschied in der Pigmentbildung nicht deutlich hervor. Im zunehmenden Alter verlieren die Weibchen früher die Fähigkeit, eine zusammenhängende dunkle Pigmentdecke auszubilden als die Männchen, weshalb bei Weibchen früher Fleckenzeichnung auftritt als bei Männchen.

Es ist schon wiederholt darauf hingewiesen worden, daß die

verschiedenen Körperregionen eine verschieden intensive Färbung zeigen, und daß besonders die Rückenpartien der Haut eine besonders reichliche Färbung zeigen, während die Abdominalgegend schwächer oder gar nicht gefärbt ist. Auch bei Embryonen zeigt sich das gleiche Verhalten, indem die ersten Chromatophoren an der Kopf-Rückenregionen auftreten und von da aus kaudal- und lateralwärts sich ausbreiten. Aber auch in KAMMERERS (67) Versuchen am Grottenolm trat im ersten Stadium der Pigmentierung zuerst Fleckenbildung am Rücken auf. Bei jahrelanger Belichtung der Olme können aber auch die Teile, welche anfangs frei von Pigment bleiben, wie die Epiphysengegend des Oberkopfes und ein davon zur Schwanzspitze ziehender Streifen, sowie andere Teile und die Unterseite dann doch noch pigmentiert werden. Nur eine bestimmte Binde am Bauche bleibt ständig unpigmentiert, selbst wenn die Versuchstiere jahrelang dem Licht ausgesetzt waren. Die im Lichte pigmentierten Olme können durch dauernde Haltung im Dunkeln wieder depigmentiert werden, wobei sich ergeben hat, daß die Depigmentation langsamer vor sich geht, als die Pigmententwicklung im Licht. Aber die Depigmentation durch Dunkelheit ist auch noch in höherem Alter zu erreichen, wo eine Pigmentbildung im Licht nicht mehr eintritt. Ferner besteht auch eine bestimmte Lokalisation der Entfärbung, indem die Teile, welche zuletzt pigmentiert wurden, zuerst ihr Pigment wieder verlieren, während die zuerst pigmentierten Stellen ihr Pigment am längsten behalten. Die durch Belichtung erzeugten Pigmentierungen sind sogar bis zu einem gewissen Grade vererbbar, denn Olme, welche infolge Belichtung eine dunkle Farbe angenommen hatten, gaben meist, aber nicht immer, eine dunkle Nachkommenschaft.

a) Einfluß der Ernährung auf die Pigmentbildung.

Daß der allgemeine Ernährungszustand der Gewebe auf die Pigmentbildung einen Einfluß ausüben muß, darf wohl angenommen werden.

Die ersten Beobachtungen über den Einfluß der Ernährung stellte v. WITTICH (129) an, der fand, daß *Rana esculenta* nach längerem Hungern anstatt der grünen Färbung eine graubraune darbietet. Ebenso sind Tiere, die den Winter über in Moos vergraben waren, dunkelbraun. Die gelben Pigmentzellen sind geschwunden, während die Interferenzzellen zugenommen haben sollen. Das Verschwinden des gelben Lipochroms während des Hungerns wurde auch von HERING (60) bestätigt. Wurde an einem durch Hungern braun gewordenen Frosch eine elektrische Hautreizung vorgenommen, so zeigte er wohl ein Hellerwerden, aber niemals die grüne Farbe, welche normale Esculenten zeigen. Füttert man die Tiere wieder, so tritt die grüne Farbe allmählich wieder auf, die Tiere werden heller, der gelbe Farbstoff in den Zellen ist wieder aufgetreten. Den Einfluß des Hungers auf die Pigmentbildung hat neuerdings OGNEFF (96) am Axolotl studiert. Bei hungernden Tieren, die im Dunkeln gehalten werden, konnte ein Hellerwerden konstatiert werden. An einzelnen Stellen traten deutliche Erscheinungen der Atrophie an den Pigmentzellen ein, die bei höheren Graden zu einem Zerfall der Chromatophoren führten. Diese zerfallenden Zellen fallen der Phagocytose anheim. Ein Teil des Pigmentes soll ausgeschieden werden, während ein anderer Teil zum Neuaufbau von Pigmentzellen verwendet

werden soll, in die sich einzelne Phagocyten umwandeln sollen. Doch sind diese letzteren Verhältnisse keineswegs sichergestellt. Dagegen gibt Ogneff an, daß bei hungernden Tieren, die im Licht gehalten werden, die Veränderungen an den Chromatophoren geringer sind als beim Hungern im Dunklen. Der geschilderte Zerfall und Phagocytose der Chromatophoren wurde auch ohne Hungern bei Axolotln von Ogneff beobachtet, allerdings bei jungen Tieren weniger häufig als bei alten und kranken Tieren, die keine Nahrung aufnehmen. Bei Tritonen und Fröschen kommen zwar auch Zeichen von Phagocytose vor, aber sie sind viel weniger ausgesprochen. An hungernden Tritonen sah auch Kammerer (67) ein Bleicherwerden. Dagegen zeigen auch gut gefütterte Olme, selbst wenn sie sehr fett werden, keine Pigmentbildung, solange die Tiere im Dunkeln gehalten werden. Wohl aber tritt der Einfluß der Ernährung auf die Pigmentbildung insofern auch bei Olmen hervor, als gut gefütterte Versuchstiere im Licht eine starke Pigmentierung zeigen, während bei hungernden Tieren kaum eine schwache Wolkenzeichnung oder überhaupt keine Pigmentierung auftritt. An bereits pigmentierten Tieren kann sogar teilweise Resorption des Pigmentes infolge Nahrungsmangel eintreten.

Auch Tornier (117) hat die Beeinflussung der Pigmentbildung durch die Ernährung studiert, doch sind seine an Froschlarven angestellten Versuche gerade nach dieser Richtung hin nicht ganz einwandfrei. Tornier beobachtete bei Regenerationsversuchen an der Schwanzspitze von Froschlarven, daß überall da, wo die an der Schnittstelle direkt angeschnittenen Blutgefäße dem Regenerat dicht anlagen, eine übernormale Ausbildung tief schwarz gefärbter Chromatophoren auftrat, während jene Stellen, die nicht so direkt ernährt werden, nur eine hellgraue Färbung zeigten. Tornier glaubte, daß nach dem Wegfall eines entsprechenden Schwanzstückes die Blutzufuhr zu der jetzt verringerten Schwanzmasse gleich groß wie früher sei, als der Schwanz noch vorhanden war, und für die geringere jetzt vorhandene Zellmasse eine Uebelernährung bedeute, die mit einer gesteigerten Pigmentbildung einhergehe. Wenn der Schwanz wieder seine normale Länge erreicht hat, dann kehrt die normale Färbung zurück, weil dann keine Ueberernährung mehr stattfinde. An Stelle dieser gekünstelten Hypothese von der Ueberernährung, die nicht nachweisbar und außerdem aus physiologischen Gründen sehr unwahrscheinlich ist, läßt sich eine viel einfachere Erklärung für Torniers Befund geben. An der Schnittstelle sind größere Blutextravasate vorhanden, deren Blutfarbstoff in Hämatin umgewandelt worden ist, das von den Lymphzellen der Umgebung aufgenommen worden ist und im Laufe der Regeneration von der Schnittstelle wegtransportiert wurde.

Weiter hat Tornier (117) an Larven von *Pelobates fuscus*, die normal grauschwarz gefärbt sind, beobachtet, daß sie nach zweitägiger Behandlung mit einer 5-proz. Glyzerinlösung kastanienbraun geworden waren und später zitronengelb wurden. Bei Verwendung stärkerer Glyzerinlösungen konnten blutrot gefärbte Tiere erhalten werden. Ebenso wirkt eine 1-proz. wässerige Lösung von Magnesiumchlorid oder starker Sauerstoffmangel. Auch durch Quellung des Nahrungsdotters konnte nach Torniers Meinung eine mechanische Schädigung der Chromatophoren erzielt werden, die dann eine Rotfärbung her-

vorruft. Aehnliche Versuche wurden an Axolotlembryonen wiederholt und ergaben ein weißes Farbenkleid. TORNIER weist darauf hin. daß in den Teilen des Ektoderms, in denen sich lebhafte Zellteilungsvorgänge abspielen, die Farbe heller wird, also eine Entfärbung eintritt. Diese Entfärbung soll nun durch Plasmaschwäche zustande kommen, indem die Pigmente, welche Reservestoffe darstellen, bei starker Schädigung der anderen Zellen zum Aufbau des Plasmas verwendet werden. Alle Farben von Schwarz über Rot, Gelb bis Weiß sind nach TORNIERS Meinung Stufen eines Pigmentes. TORNIERS Beobachtungen sind sicher außerordentlich interessant. aber seine Schlußfolgerungen aus diesen Versuchen halte ich nicht für erwiesen. Zweifellos ist der Chemismus der Pigmentbildung durch die Eingriffe gestört worden, aber in welcher Weise das geschehen ist, kann aus TORNIERS Versuchen absolut nicht erschlossen werden, so daß alle Vermutungen darüber — und es gäbe eine ganze Anzahl verschiedener Möglichkeiten — zunächst nicht spruchreif sind. Aber so viel kann man wohl schon jetzt auf Grund chemischer Ueberlegungen sagen, daß das weiße Pigment (Guanin), das gelbe und rote Pigment (Luteine, Lipochrome) und das schwarze Pigment (Melanin) keine einfachen Umwandlungsprodukte oder Uebergänge eines Körpers darstellen, hier handelt es sich um weitgehende chemische Differenzen.

b) Wirkung der Chromatophorentätigkeit auf die Pigmentbildung.

Auch bei Amphibien wurde untersucht, ob die Ausübung der Funktion, d. h. die Expansion und Retraktion einen Einfluß auf die Pigmentbildung und Zahl der Chromatophoren besitzt. BABÁK (7, 8) hat diese Frage an *Amblystoma*-Larven untersucht, bei denen er eine dauernde Pigmentexpansion der Chromatophoren dadurch erzielte, daß er sehende Tiere im hellen Licht hielt. Bei einer zweiten Reihe von Versuchstieren wurde durch entgegengesetzte Versuchsbedingungen ein dauernder Retraktionszustand der Chromatophoren herbeigeführt. Bei den dunklen Tieren stellte nun BABÁK fest, daß die Chromatophorenzahl sehr bedeutend zugenommen hatte gegenüber den hellen Tieren, wo zwar auch entsprechend der Alterszunahme während des Versuches eine Vermehrung der Chromatophoren eingetreten war. In einem der publizierten Protokolle war bei dem dunklen Tier in der Zeit vom 29. Januar bis 12. Juli die Zahl der Chromatophoren von 327 bis auf eine unzählbare Zahl gestiegen; die letzte Zählung am 25. Juni ist mit 1125 angegeben. Bei dem hellen Tier war aber die Zahl der Chromatophoren vom 24. Januar bis 12 Juli von 390 auf nur 661 gewachsen. Wenn auch die Zählung der Chromatophoren am lebenden Tier eine sehr schwierige ist und sehr große Fehlerquellen hat, so glaube ich doch nicht, daß diese Unterschiede der Zahl nur auf Fehler der Zählung zurückzuführen sein könnten, so daß ich BABÁK ohne weiteres darin zustimme, daß die ermittelte Chromatophorenzahl bei Tieren, die einen dauernden Expansionszustand aufweisen, größer ist als bei solchen. die eine dauernde Retraktion der Chromatophoren zeigen. Aber ich kann BABÁK darin nicht unbedingt beipflichten, daß die größere Zahl der Zählung unbedingt auch einer gleich großen Vermehrung der

Chromatophoren entspricht, denn die dauernd expandierten Chromatophoren retrahieren sich bei der zur Zählung erforderlichen Aufhellung des Tieres gewiß nicht so stark, wie es die dauernd retrahierten Chromatophoren getan haben; infolgedessen können bei den dauernd retrahierten Chromatophoren eine Anzahl der Zählung entgangen sein, während die nicht so stark retrahierten Chromatophoren des dunklen Tieres noch deutlich sichtbar blieben. Immerhin ist es möglich, daß, wie Babák annimmt, eine dauernde Expansion der Chromatophoren zu einer Vermehrung der Zahl führt, infolge rascherer Teilung. An den dauernd geballten Chromatophoren will Babák eine Verminderung der Pigmentmenge wahrgenommen haben, weil diese Tiere bei einer der Dauerretraktion folgenden Pigmentexpansion nicht mehr tiefdunkel werden, sondern nur grau erscheinen. Für erwiesen halte ich die Pigmentverminderung nach einer Dauerretraktion allerdings nicht, obgleich ich die Möglichkeit einer solchen zugebe. Denn es ist schwer, nach Wochen oder Monaten zwei Helligkeiten aus dem Gedächtnis miteinander zu vergleichen; aber selbst wenn die dunkle Farbe bei der Expansion vor dem Versuch wirklich unzweifelhaft wesentlich dunkler war, als bei der Expansion nach der Dauerretraktion, so ist es nicht zu beweisen, daß diese letzte Expansion genau so stark ist als die vor der Dauerretraktion. Es ist sogar sehr unwahrscheinlich, daß die lange Zeit retrahierten Zellen gleich wieder eine wirklich maximale Expansion zeigen, zumal da Babák (5) selbst gefunden hat, daß bei oft wiederholten Farbenwechselversuchen an *Amblystoma* nicht nur die Geschwindigkeit, sondern auch der Umfang der Retraktion und Expansion wesentlich zunimmt. Man kann deshalb die Babákschen Schlußfolgerungen, daß Expansion zu einer Vermehrung der Chromatophorenzahl und Retraktion zu einer Pigmentverminderung führt, zunächst nur mit großer Reserve verzeichnen.

c) Einfluss der Temperatur auf die Pigmentbildung.

Von den äußeren Faktoren, welche die Pigmentbildung beeinflussen, ist die Einwirkung des Lichtes öfter untersucht worden, während über den Einfluß der Temperatur auf die Bildung des Pigmentes nur eine Angabe von Kammerer (67) vorliegt, nach der bei *Proteus* die Temperaturerhöhung des Wassers, in dem die Tiere leben, keine Pigmentbildung hervorzurufen vermag, denn Olme wurden im Dunkeln über ein Jahr in 30° warmem Wasser gehalten und blieben unpigmentiert. Dagegen wirkt eine Temperaturerhöhung beschleunigend auf die durch Licht hervorgerufene Pigmentbildung; ebenso tritt bei hungernden Tieren, die im Dunkeln gehalten werden, durch Wärme eine raschere Pigmentreduktion ein als in der Kälte. Es handelt sich also in diesen Beobachtungen offenbar um keine spezifischen Beeinflussungen der Pigmentbildung, sondern nur um die Beeinflussung des allgemeinen Stoffwechsels durch die Temperatur.

d) Einfluss des Lichtes auf die Pigmentbildung.

Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Pigmentbildung haben vollkommen übereinstimmende Resultate nur die Versuche an *Proteus anguineus* ergeben. Die Beobachtung von v. Chauvin (19), daß Olme am Licht pigmentiert werden, wurde

später wiederholt bestätigt (Zeller, 132; Haacke, 56). Werner (125) konnte bei diesen Belichtungsversuchen das Auftreten einer charakteristischen Zeichnung von Längsbändern beobachten, manchmal war auch eine Fleckenzeichnung zu konstatieren, und Weindl (123) hat zuweilen das Auftreten der „atavistischen" gelben „Salamanderflecke" gesehen. Genauere Beobachtungen über die Pigmentbildung bei Olmen infolge Belichtung hat nur Kammerer (67) veröffentlicht, auf die bereits mehrfach hingewiesen wurde. Die Entwicklung des Pigmentes ist um so intensiver, je länger und stärker die Lichteinwirkung ist; sie erfolgt am schnellsten im direkten Sonnenlicht und geht bei gedämpftem Licht nur sehr langsam von statten. Darauf mag es wohl zurückzuführen sein, daß Kammerer angibt, daß die Pigmententwicklung nur im Tageslicht erfolge, jedoch nicht bei künstlichem Licht. Aber in Kammerers Veröffentlichung sind keine Angaben über die Intensität, sowie Dauer der verwendeten künstlichen Beleuchtung, als auch über die Art der Lichtquelle enthalten, so daß es nicht sicher erscheint, daß künstliches Licht vollkommen unwirksam ist, was auch sehr unwahrscheinlich ist. Die durch Beleuchtung pigmentierten Olme können durch eine folgende Periode der Dunkelhaft wieder entfärbt werden und durch neuerliche Belichtung wieder gefärbt werden. Daß bei der Pigmentbildung im Lichte das Alter, Geschlecht und der Ernährungszustand der Versuchstiere sekundär einen Einfluß hat, wurde schon erwähnt.

Schwieriger ist es natürlich, an Tieren, die stets pigmentiert sind, den Einfluß des Lichtes auf die Pigmentbildung nachzuweisen, da ja bei solchen Tieren die jeweilige Retraktion oder Expansion der vorhandenen Chromatophoren zu großen Täuschungen Veranlassung bieten kann. Deshalb können die Versuche von Semper (107) an Axolotln, welche beweisen sollten, daß das Pigment unabhängig vom Licht gebildet wird, als nicht entscheidend angesehen werden. Semper fand, daß junge Tiere, die im Dunkeln gehalten werden, niemals zu Albinos werden, daß dagegen die Tiere, die dauernd im Hellen gehalten werden, silberweiß sind. Dabei handelt es sich, wie wir später sehen werden, um die von Babák (7, 8) näher untersuchte normale Chromatophorenreaktion. Aber die Frage der Pigmentbildung ist damit nicht zu entscheiden. Auf Grund der schon vorher eingehend diskutierten Versuche hat Babák angenommen, daß das Licht entsprechend dem Expansions- oder Retraktionszustand der Chromatophoren die Pigmentmenge, sowie die Chromatophorenzahl zu beeinflussen vermag. Aber in Babáks Versuchen würde es sich nicht um eine spezifische Wirkung des Lichtes handeln, sondern nur um die Wirkung der Expansion oder Retraktion, gleichgültig ob der Zustand selbst durch Belichtung oder Verdunklung hervorgebracht wurde, da ja an geblendeten älteren Tieren Licht expandierend wirkt, während es bei sehenden Tieren zu einer Ballung des Pigmentes führt. Daß aber das Pigment auch bei völligem Lichtabschluß gebildet werden kann, lehren Versuche von Babák (5), in welchen *Rana fusca* ihre ganze Entwicklung vom Ei ab in der Dunkelheit durchgemacht hat. Natürlich könnte man hier immer darauf hinweisen, daß es sich um Tiere handelt, die sich aus originär pigmentierten Eiern entwickeln. Denn Babáks Versuche lassen sich nicht für alle Amphibien verallgemeinern, da *Proteus* selbst im Dunkeln keine Pigmentbildung zeigt. Es

wäre interessant, pigmentfreie Eier im Dunkeln sich entwickeln zu lassen und dabei die Pigmententwicklung zu studieren.

Auch Flemmings (42) Auffassung, daß das Hellwerden von Salamanderlarven im Licht auf einer Zerstörung des dunklen Pigmentes durch das Licht beruhe, ist nicht bewiesen, denn die gleiche Zahl von verästelten Pigmentzellen (selbst wenn genau gezählt worden wäre) beweist noch nicht, daß die Pigmentmenge abgenommen hat, sondern es kann eben trotz des Sichtbarbleibens der Fortsätze doch ein verschieden starker Ballungs- oder Ausbreitungszustand der Zellen vorliegen.

Auch die Wirkung der verschiedenfarbigen Lichter (Wellenlängen) auf die Pigmentbildung wurde untersucht. Semper (107) erwähnt eine mir im Original nicht zugängliche Angabe von P. Bert, daß Axolotln, die in gelbem Licht gehalten wurden, unfähig seien, Pigment zu bilden. Aber Semper hat selbst gegenteilige Angaben gemacht, auch fand er, daß Larven von Fröschen und Kröten im gelben, blauen und roten Licht genau so Pigment entwickeln wie in völliger Dunkelheit. Doch sind Sempers Versuche schon deshalb unzulänglich, weil bereits pigmentierte Tiere zum Versuch verwendet wurden, und die Pigmententwicklung nur aus der dunklen Färbung erschlossen wurde, ohne Rücksicht auf die Expansion der Chromatophoren. Außerdem fehlen jegliche Messungen über die Lichtstärken. Auch die vor kurzem von Merian (88) veröffentlichten Versuche über den Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes auf die Pigmentbildung sind nach jeder Richtung hin absolut unbrauchbar, da sie die allerelementarsten Versuchsfehler aufweisen. Eine Reihe von Glasgefäßen wurde mit blauer, roter, sowie grüner Gelatine beklebt, ferner wurde ein Gefäß vollkommen mit schwarzem Lack überzogen, ein anderes hatte nur schwarze Lackstreifen, und ein Kontrollgefäß blieb ganz ohne jeden Lacküberzug. In jedes dieser Gefäße wurden hundert Kaulquappen gebracht und von Woche zu Woche auf ihre Färbung untersucht. In einer zweiten Versuchsreihe wurden die Gläser nur mit je 20 Versuchstieren beschickt. Von jeder Versuchsreihe wird aus jedem Glas ein Tier getötet und von diesem Tier 27 Schnitte aus verschiedenen Körperregionen auf ihre Chromatophorenzahl durchgesehen. Bei der Zählung selbst wurden aber nur die großen Pigmentzellen des oberen und unteren Flossensaumes, aber nicht die kleinen Zellen gezählt. Da weder die Intensität noch die Wellenlängen der durch die Gelatinefolien durchgelassenen Lichter bestimmt waren, so ist natürlich über die Wirkung der Farben selbst aus Merians Versuchen nichts zu erfahren. Wenn dann aber obendrein nur ein einziges Tier aus jedem Glas histologisch untersucht wurde und nur an 27 Schnitten die größten Zellen gezählt wurden, so ist es klar, daß diese Zahlen absolut wertlos sind, selbst dann, wenn die daraus berechneten Mittelwerte richtig gerechnet wären, was aber auch nicht der Fall ist. Die beiden Versuche ergaben folgende Mittelwerte für die Chromatophorenzahlen:

Gläser:	Versuch I	Versuch II
Kontrollglas	7,55	2,51
schwarzweiß gestreift	6,25	2,44
blau	4,40	2,33
grün	4,59	2,15
rot	3,40	0,74
vollkommen dunkel	2,51	1,41

MERIAN behauptet, daß beide Versuche übereinstimmend zeigen, daß rotes Licht einen hemmenden Einfluß auf die Entwicklung der Chromatophoren ausübe. Eine weitere Diskussion der MERIANschen Versuche ist überflüssig, denn auch diese angeführten richtig ausgerechneten Mittelwerte sind höchst anfechtbar, da bei den kleinen absoluten Zahlen und der geringen Anzahl der Zählungen jedes einzelne weit über dem Mittel liegende Maximum oder Minimum den Mittelwert schon erheblich verändern muß, und in der Tat ist z. B. das Mittel für Schwarzweiß aus Zahlen gezogen, die von 5 bis Null schwanken, während sie bei Grün von 7 bis Null variieren.

e) Einfluß der Feuchtigkeit auf die Pigmentbildung.

Endlich möchte ich noch hervorheben, daß auch die Feuchtigkeit einen Einfluß auf die Pigmententwicklung auszuüben scheint. KAMMERER (66) konnte beobachten, daß Larven von *Alytes obstetricans*, die aus Eiern ausgeschlüpft waren, welche im Hellen feucht gehalten worden waren, bei ihrer Geburt eine tiefschwarze Grundfarbe mit golden schimmernden Fleckchen zeigen, während Larven aus relativ trocken und im Dunklen gehaltenen Eiern eine graubraune Färbung mit metallischen Punkten zeigten. Natürlich ist bei diesen Versuchen, die ein gleichzeitiges Zusammenwirken mehrerer Faktoren zeigen, der Anteil des einzelnen Faktors nicht zu ermitteln, so daß neue Versuche mit eindeutigen Versuchsbedingungen unbedingt erforderlich sind.

f) Pigmentanomalien.

Am Schlusse dieses Kapitels möchte ich noch kurz auf einige Pigmentanomalien bei Amphibien hinweisen. WERNER (126) hat bei Amphibien totalen Albinismus bei Larven von *Pelobates fuscus* und *cultripes*, *Amblystoma tigrinum*, sowie *Triton cristatus* beschrieben. TORNIER (117) hat sogar die Entstehung einer vollkommen albinotischen *Rana esculenta* aus einer albinotischen Larve gesehen, ferner gelang es TORNIER (118), bei Axolotln künstlich Albinos zu erzeugen, wenn er Embryonen einen Teil des Nahrungsdotters entzog. Es wird kein oder nur wenig Pigment gebildet und eventuell ein bereits schwarz angelegtes Farbenkleid teilweise oder ganz zurückgebildet. Auch durch Plasmaschwäche des sich entwickelnden Eies kann Albinismus erzielt werden. WERNER (126) weist darauf hin, daß beim Albinismus der Amphibien oft das schwarze Pigment allein fehlt, weshalb dann die Tiere, deren gelbes Pigment noch erhalten ist, gelb gefärbt erscheinen.

Häufiger kommt aber eine Ueberfärbung, Nigrinismus, vor, besonders bei den Tieren des Hochgebirges (*Salamandra atra*, *Triton cristatus*) und endlich Leukomelanismus, wo im schwarzen Farbenkleid nur ein fleckweiser Schwund des Pigmentes beobachtet wurde, so bei *Salamandra atra*, *Proteus anguineus* und *Amblystoma* (WERNER, 126).

E. Physiologie des Farbenwechsels.

1. Allgemeine Biologie des Farbenwechsels.

Der Farbenwechsel an freilebenden Amphibien wurde bereits von RÖSEL VON ROSENHOF (104) an *Hyla*, sowie an *Bufo terrestris*, von

Schneider (106) an *Calamita arboreus* (*Bufo calamita?*), sowie von Pallas (97) an *Rana variabilis* (*Bufo?*) beobachtet. Ausgedehntere Beobachtungen über den Farbenwechsel der freilebenden Amphibien verdanken wir aber erst Leydig (75) und Werner (124). Der Umfang, sowie die Schnelligkeit des Farbenwechsels ist bei den verschiedenen Arten sehr verschieden, auch innerhalb der Arten bestehen noch auffallende Unterschiede. Werner (124) ordnet die einzelnen Arten nach der Veränderlichkeit ihrer Farben in absteigender Reihe folgendermaßen: *Hyla*, *Rana*, *Bufo*, *Alytes*, *Pelodytes*, *Pelobates*, *Discoglossus*, *Bombinator*, wobei *Bombinator* gar keine Farbenveränderung zeigen soll; dem widersprechen aber die Beobachtungen von Leydig (75), der die im Walde schwärzlich gefärbten Tiere zu Hause eine licht gelbgraue Färbung annehmen sah und ferner an jungen Tieren postmortale Aufhellung mit Auftreten einer Fleckenzeichnung beobachtete, sowie auch an Larven bereits in sehr frühen Stadien Bewegungen der Chromatophoren konstatieren konnte. Ferner wurde Farbenwechsel beobachtet von Leydig (72) bei *Triton cristatus*, von v. Chauvin (18) und Babák (5) ein allerdings nur geringer Farbenwechsel bei *Amblystoma* und endlich in neuester Zeit von Siedlecki (110) bei *Polypedates Reinwardtii*. Ob ausgewachsene Salamander Farbenwechsel zeigen, ist mir nicht bekannt, es ist aber nicht wahrscheinlich, weil Leydig sonst eine Farbenveränderung bei *Salamandra* sicher erwähnt hätte; aber zweifellos zeigen Salamanderlarven einen ausgesprochenen Farbenwechsel (Fischel, 36, 37; Flemming, 42, 43).

Die Farben, innerhalb deren sich ein Wechsel vollziehen kann, ist bei den verschiedenen Arten sehr verschieden, wenn wir von der Aufhellung und Verdunklung ganz absehen, die bei allen Tieren, wenn auch in verschiedener Intensität, vorhanden ist. Am buntesten ist die Farbenskala, die *Hyla* durchlaufen kann (Harless, 58; Bimmermann, 11; Ehrmann, 31; Biedermann, 10; Werner, 124); sie erstreckt sich von Himmelblau über Blaugrün, Grün, Gelbgrün bis zum hellen Gelb, andererseits kommen silbergraue, bronzene bis schwarze Färbungen vor. Auch *Rana fusca* verfügt noch über eine reiche Farbenskala, besonders durch das Auftreten roter, gelber und Ockertöne, während bei *Rana esculenta* nur gelbe, grüne und braune Farben vertreten sind neben goldschimmernden Zeichnungen.

Von großem Einfluß auf den Umfang des Farbenwechsels ist das Alter der Tiere. Ganz allgemein zeigen ältere Exemplare von ausgewachsenen Tieren und Larven einen geringeren Farbenwechsel als jüngere, wie Fischel (36) an Salamanderlarven und Babák (5) an *Amblystoma* beobachtet hat, ja bei diesem Tier kommt ein auffallender Farbenwechsel an älteren Larven nur noch unter abnormen Bedingungen vor, z. B. wenn ein Tier von einem anderen gebissen wird, oder die Tiere in zu seichtem Wasser gehalten werden, wo sie nicht ganz untertauchen können, dann tritt stellenweise Aufhellung ein. Auch die Reihe der Farbentöne ändert sich mit dem Alter (Werner, 124); so ändert ein Laubfrosch im ersten Jahr seine Farben nur zwischen Hellgelb und Dunkelgrün, im zweiten kann *Hyla* bereits mehr Farben hervorbringen, und zuletzt erscheinen Blaugrün, Himmelblau und Silbergrau, welche Farben nur bei ganz erwachsenen Tieren vorkommen.

Auch das Geschlecht zeigt einen deutlichen Einfluß auf den Umfang und die Schnelligkeit des Farbenwechsels, indem Männchen auf alle koloratorischen Reize, auch die künstlichen, viel rascher und intensiver reagieren als Weibchen (Fuchs, 45; Siedlecki, 110). Es gibt aber auch bei Arten, die sonst einen umfangreichen Farbenwechsel zeigen, z. B. *Rana*, immer eine Anzahl von Exemplaren, welche einen nur unvollkommenen oder unregelmäßigen, ja sogar überhaupt keinen Farbenwechsel zeigen (Biedermann, 10; Werner, 124; Fuchs, 45), und unter diesen Tieren konnte Fuchs an einem großen Material konstatieren, daß die überwiegende Mehrzahl dieser Versager Weibchen waren. Werner (124) hat an *Hyla* beobachtet, daß Schmerzen, Krankheit oder Hunger den normalen Farbenwechsel entweder verringern oder hemmen können, ja sogar in einen dem normalen ganz entgegengesetzten umzuwandeln vermögen, so daß z. B. statt des zu erwartenden Dunkelwerdens ein Hellwerden eintritt. Bei manchen Tieren sind unter normalen Bedingungen nur ganz bestimmte koloratorische Reize wirksam, während alle übrigen unwirksam sind. So ändert *Pelobates fuscus* und *cultripes* nur auf Feuchtigkeit und Verdunklung seine Farbe, während alle anderen Reize unwirksam sind (Werner, 124).

Endlich kann sich die Farbenveränderung nur auf bestimmte Stellen beschränken, wie bei *Polypedates*, wo nur grün gefärbte Stellen Farbenwechsel zeigen (Siedlecki, 110). Ferner verläuft der Farbenwechsel nicht an allen Stellen gleich schnell, wie aus Beobachtungen von Fuchs (45) hervorgeht, der ein Nachhinken der koloratorischen Reaktion der Froschschwimmhaut gegenüber der Rückenfärbung konstatiert hat, indem bei schon sehr dunkler Gesamtfärbung des Tieres die Schwimmhautchromatophoren nur mittlere Expansionsstadien zeigten und erst später eine maximale Ausbreitung des Pigmentes erkennen ließen. Außerdem zeigten auch benachbarte Chromatophorenbezirke nicht immer gleich starke Reaktion.

Zeichnungsänderungen durch die Tätigkeit des Chromatophorenspieles treten bei Amphibien nur insoweit auf, als eine persistente dunkle oder helle Zeichnung durch Aenderung der Helligkeit der Grundfarbe deutlicher oder undeutlicher, eventuell unsichtbar werden kann.

Ueber die bei allen Farbenveränderungen an den Chromatophoren zu konstatierenden Aenderungen der Pigmentverteilung ist bereits in einem früheren Kapitel ausführlich berichtet worden (p. 1486).

Die Geschwindigkeit, mit der sich die Farbenveränderungen bei den Amphibien abspielen, sind im allgemeinen keine sehr großen, obgleich Leydig (74) an einjährigen Exemplaren von *Rana esculenta* eine so rasche Aufhellung gesehen hat, daß er sie mit dem Farbenspiel der Cephalopoden vergleicht, und ebenso wird von Bruch (14) bei *Bufo viridis* sowie anderen Kröten, als auch bei *Hyla* von einem momentanen Farbenwechsel berichtet. Gewöhnlich geht die Aufhellung rascher vor sich als die Verdunklung. Auch bei Amphibien ist ein deutlicher Einfluß der Uebung auf die Schnelligkeit des Farbenwechsels zu konstatieren, denn Fischel (36) beobachtete, daß Salamanderlarven, welche längere Zeit bei einer bestimmten Temperatur gehalten wurden, auf neuerliche Temperaturreize nur sehr langsam und in geringem Umfang reagierten, während Babák (5) an *Amblystoma*-Larven bei Reizungen durch Licht dasselbe

Verhalten beobachten konnte. Bei täglichem Wechsel der Beleuchtung trat eine „ungemein rasche“ und ausgiebige Farbenveränderung auf, während durch lange gleichbleibende Beleuchtungsbedingungen die Geschwindigkeit und der Umfang der Farbenreaktionen auf Licht „bedeutend herabgesetzt“ werden konnten.

Bisher liegen über einen periodischen Farbenwechsel der Amphibien nur zwei Beobachtungen in der mir bekannt gewordenen Literatur vor. Fischel (37) fand nämlich, daß Salamanderlarven zur Nachtzeit besonders hell sind. Da auch diejenigen Tiere, die tagsüber in vollkommener Dunkelheit gehalten wurden, des Nachts viel heller sind als am Tage, so ist Fischel der Ansicht, daß es sich um eine mit der Tageszeit periodisch wechselnde Pigmentierung handelt. Da es sich in diesen gelegentlichen Beobachtungen Fischels um eine Uebereinstimmung mit analogen Beobachtungen an Krebsen und Fischen handelt, so wären natürlich systematische Versuche an Amphibien sehr erwünscht, weil durch eine vergleichende Untersuchung des periodischen Farbenwechsels eine wesentliche Erweiterung unserer Kenntnisse dieses periodischen Farbenwechsels zu erwarten ist. Insbesondere wäre es von großer theoretischer Bedeutung für die Phylogenese des Farbenwechsels zu erfahren, ob bei allen Larven und wie lange ein solcher periodischer Farbenwechsel besteht. Die zweite Beobachtung über einen periodischen Tag- und Nachtfarbenwechsel hat Siedlecki (110) an ausgewachsenen *Polypedates Reinwardtii* gemacht. Der javanische Flugfrosch ist tagsüber bläulich-hellgrün gefärbt und abends dunkelgrün bis olivbraun. Auch bei im Laboratorium gehaltenen Tieren tritt 2 Stunden nach Sonnenuntergang, nach dem Hereinbrechen gänzlicher Dunkelheit, die Dunkelfärbung auf, welche bis zum ersten Morgengrauen anhält, dann heller wird und bei Sonnenaufgang der lichtgrünen Tagfärbung Platz macht. Das Eintreten der Nachtfärbung kann nach Siedlecki sowohl durch die Dunkelheit, als auch durch die in den Tropen nachts auftretende starke Temperaturerniedrigung und stärkere Sättigung der Luft mit Wasserdampf bedingt sein. Außerdem scheint nach den Schilderungen Siedleckis *Polypedates* ein ausgesprochenes Nachttier zu sein, was ja auch bei der Beurteilung des Farbenwechsels mit in Frage kommt. Jedenfalls ist es notwendig, unsere einheimischen Amphibien auf ein Vorhandensein eines periodischen Farbenwechsels genau zu untersuchen.

Daß man vielfach auch für die Amphibien als Zweck des Farbenwechsels eine Farbenanpassung an die Umgebung angenommen hat, ist nicht auffallend, denn solange man keine andere physiologische Deutung gefunden hatte, schien die Farbenanpassung noch die einleuchtendste Erklärung für die Existenz eines Farbenwechsels zu bieten; es haben deshalb Lister (82), Leydig (74) Werner (124) angegeben, daß die Färbung der Frösche im allgemeinen mit der Farbe der Umgebung übereinstimmt. Ferner hat Siedlecki (110) beobachtet, daß *Polypedates* seine Farbe ändert je nach den Pflanzen, auf denen er sich befindet. Auf rotbraunen Blättern von *Acalypha* sind die Tiere dunkler als auf grünen Sträuchern. Im Laboratorium zeigen die Tiere auf sandfarbenem oder schwarzem Untergrund hell-blaugrüne Farbe. Aber in all diesen Versuchen scheint eben der Nachweis, daß es sich um eine Reaktion auf die Farbe der Umgebung handelt, nicht erbracht zu sein, da bei diesen

Versuchen ein Zusammenwirken verschiedener Lichtintensitäten, Tasteindrücken, Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse vorliegt, so daß es nicht möglich ist, anzugeben, auf welchen Faktor überhaupt die Reaktion zürückzuführen ist. Viel wahrscheinlicher als eine Farbenanpassung erscheint mir der Farbenwechsel der Amphibien als thermoregulatorische Reaktion auf die verschiedenen Wärmeverhältnisse der umgebenden Medien (FUCHS, 47, 48), wie ich bereits früher ausgeführt habe.

Einer der mächtigsten die Färbung beeinflussenden Faktoren ist die Geschlechtsperiode; nicht nur, daß in dieser Zeit die vielfachen Farben des sogenannten Hochzeitskleides auftreten, sondern es ist auch die koloratorische Erregbarkeit gesteigert. Speziell während des Coitus selbst treten besonders lebhafte Färbungen auf, wie SCHNEIDER (106) bei *Rana esculenta* beschreibt: „Pulcherrimus vero corporis color per tempora coitus efflorescere, idemque depositis exuviis enitescere solet.“ HALLER (57) sah, daß während der Begattung die taubengraue bis himmelblaue Färbung der Männchen von *Rana temporaria* mit Zunahme der geschlechtlichen Erregung in Hellblau überging. Kneift man ein solches Tier mit der Pinzette, so kann die himmelblaue Färbung in wenigen Minuten in Aschgrau übergehen.

Wie mächtig zur Zeit der Sexualperiode die Pigmentbildung gesteigert wird, geht daraus am besten hervor, daß sogar bei *Proteus* die am Licht grau gewordenen Männchen eine intensivere Färbung und Auftreten von Fleckenzeichnung erkennen lassen, die beide nach Ablauf der Geschlechtsperiode wieder schwinden. Mit Recht knüpft v. CHAUVIN (19) an diese Beobachtung die Bemerkung, daß dieses Hochzeitskleid der Proteen, vollkommen blinder Tiere, ein Beweis dafür ist, daß die Färbungszunahme während der Sexualperiode durch innere Ursachen bedingt ist und nicht als Schmuckfärbung angesehen werden kann.

2. Koloratorische Wirkung des Lichtes.

Die ersten Untersuchungen über die koloratorische Wirkung des Lichtes von v. WITTICH (129), HARLESS (58), L. MEYER (90), BRUCH (14), LISTER (82), HERING (60) hatten übereinstimmend ergeben, daß Frösche (*Rana esculenta* und *temporaria*, *Hyla*) im Lichte eine helle Färbung und im Dunkeln eine Verdunklung ihres Farbenkleides zeigen. Diese Autoren hatten bereits die Erfahrung gemacht, daß die Lichtwirkung bei den verschiedenen Arten verschieden ist, daß *Hyla* besonders auf Sonnenlicht stark reagiert, daß aber auch die anderen Froscharten im direkten Sonnenlicht eine stärkere Reaktion zeigten als im diffusen Tageslicht. Diese Beobachtungen wurden später vielfach bestätigt (LEYDIG, 74; BIMMERMANN, 11; EHRMANN, 31; STEINACH, 113; BIEDERMANN, 10; WERNER, 124, u. a.). Bei *Triton* fand NÉGRE (93) im Licht Expansion des Cutispigmentes, dessen mit Pigment erfüllte Fortsätze zwischen den Epidermiszellen sichtbar sind, was bei dunkel gehaltenen Tieren nicht der Fall ist. Dagegen sollen *Bufo variabilis* und *vulgaris* auf Verdunklung keinen Farbenwechsel zeigen (WERNER, 124). Wenn auch in vielen von diesen Versuchen, namentlich in denen der älteren Autoren, nicht immer eine sorgfältige Analyse der wirkenden Faktoren möglich ist, da die Temperatur- und

Feuchtigkeitseinflüsse nicht gebührend berücksichtigt worden sind, so ist doch durch Biedermann (10) und Fuchs (45) die aufhellende Wirkung des Lichtes zweifellos festgestellt worden, wobei beide übereinstimmend konstatieren konnten, daß die Wirkung des Lichtes gegenüber den anderen koloratorischen Reizen bei Fröschen wesentlich zurücktritt. Uebrigens ist die Empfindlichkeit der Frösche auf photische Reize zu verschiedenen Zeiten verschieden. L. Mayer (90) gibt an, daß die Tiere im Herbst und Winter auf Belichtung intensiver reagieren als im Frühjahr, wo die Tiere häufig im Hellen ihre dunkle Farbe behalten und im Finstern hell bleiben. Dieses Fehlen der Lichtreaktion führt Mayer auf zentrale Erregungen zurück, welche die periphere Wirkung des Lichtes zu paralysieren scheinen. Da Mayer keine Versuche nach dieser Richtung hin angestellt hat, und auch das Fehlen der Lichtreaktion im Frühjahr keineswegs allgemein vorhanden ist, denn meine Versuche (Fuchs, 45) wurden hauptsächlich in den Monaten März und April angestellt, so bin ich der Meinung, daß es sich bei Mayers Versuchen wohl um überwinterte schlecht genährte Tiere gehandelt haben dürfte, die allerdings bei Farbenwechselversuchen häufig versagen.

Daß das Alter der Versuchstiere von sehr wesentlicher Bedeutung für die koloratorische Wirkung des Lichtes ist, haben die Versuche Fischels (37) an Salamanderlarven und Babáks (5) Versuche an Axolotln zweifellos erwiesen. Sowohl bei Salamanderlarven als bei *Amblystoma* zeigen junge Tiere einen ausgesprochenen Farbenwechsel auf Licht. Bei *Amblystoma*-Larven von 7—8 cm Länge, welche bereits das Aussehen ausgewachsener Tiere haben, sind bereits mehrtägige Einwirkungen des Lichtes notwendig, um ausgesprochene Farbenveränderungen hervorzurufen. Bei kurzdauernden Lichteinwirkungen, oder solchen von geringer Intensität wird die Färbung nicht wesentlich verändert, doch können auch dann noch durch längere Dauer oder starke Intensitäten des photischen Reizes Farbenveränderungen erzielt werden. Alte Salamanderlarven, sowie Axolotl reagieren nicht mehr auf Licht (Fischel, 36; Babák, 5).

Von ganz besonderem Interesse ist das Verhalten der Larven gegenüber photischen Reizen. Hermann (61) hatte zuerst beobachtet, daß Froschlarven, welche im dunklen Zimmer gehalten wurden, fast vollkommen durchsichtig wurden, obgleich sie im Licht fast vollkommen schwarz waren, also eine vollkommen entgegengesetzte Reaktion zeigten wie die ausgewachsenen metamorphosierten Tiere. Fischel (36, 37) und Flemming (42, 43) fanden bei Salamanderlarven gleichfalls eine, wenn auch nicht sehr bedeutende Verdunklung im Licht und Aufhellung in der Dunkelheit, wobei eine höhere Temperatur beschleunigend auf den Farbenwechsel durch Licht wirkt. Ebenso wie Hermann hatte auch Fischel beobachtet, daß die Verdunklung im Licht rascher erfolgt als das Hellwerden in der Dunkelheit. Babák (5, 6) konnte nun zeigen, daß auch bei jungen *Amblystoma*-Larven ebenfalls eine entgegengesetzte Lichtreaktion besteht wie bei ausgewachsenen Tieren, indem junge Larven in der Dunkelheit hell und im Licht dunkel werden, daß aber mit zunehmendem Alter die Lichtreaktion immer mehr und mehr unter den Einfluß der Augen gelangt, durch den sie allmählich in die gegenteilige umgewandelt

wird, indem dann ausgewachsene Tiere im Licht hell werden und in der Dunkelheit dunkler gefärbt sind. Wird aber bei einem sehenden ausgewachsenen Tier der Einfluß der Augen durch Blendung ausgeschaltet, dann tritt das primäre larvale Verhalten der Lichtreaktion wieder auf, die blinden Tiere werden im Lichte dunkel und in der Dunkelheit hell. Bei jungen Larven übt die Blendung keinen Einfluß auf den Farbenwechsel aus, sie verhalten sich genau so wie sehende Tiere.

Schon frühzeitig hatte man sich die Frage vorgelegt, an welcher Stelle des Organismus der Angriffspunkt des photischen Reizes zu suchen sei. Denn die Anhänger der Schutzfärbungshypothese mußten selbstverständlich einen reflektorischen Farbenwechsel annehmen, der nur durch das Auge vermittelt ist, denn sonst war ja eine Farbenanpassung gar nicht möglich, wie es in der Tat auch Lister (82) ausgesprochen hat. Bevor ich aber den Einfluß der Augen auf die Färbung und den Farbenwechsel behandle, sollen erst jene Versuche analysiert werden, welche zeigen sollten, daß das Licht auch unabhängig vom Auge auf die Hautfärbung zu wirken vermag. Diese Anschauung wurde zum ersten Male von v. Wittich (129) vertreten, nachdem er an *Rana temporaria* und *Hyla* beobachtet hatte, daß sowohl nach Durchschneidung der Rückenhautnerven, als auch nach der Durchschneidung des Nervus ischiadicus der normale Farbenwechsel auf Licht in den entsprechenden Hautgebieten erhalten geblieben war; v. Wittich (129) folgerte aus diesen Versuchen, daß das Licht die Chromatophoren direkt zu erregen vermag. Dieser Meinung schloß sich Bimmermann (11) an, der die Ergebnisse v. Wittichs nach Ischiadicusdurchschneidung bestätigte.

Da natürlich durch eine Durchschneidung einzelner Spinalnerven der Einfluß des ganzen Zentralnervensystems nicht ausgeschaltet wird, so könnte das Licht immer noch reflektorische Wirkungen ausgelöst haben, die durch das sympathische Nervensystem vermittelt werden. Um diese Möglichkeit zu prüfen, durchschnitt Steinach (113) an Fröschen die beiden Plexus lumbosacrales (Ischiadicus) im Becken und durchtrennte an einem Oberschenkel sämtliche Weichteile und auch die Gefäße, um die in den Gefäßscheiden verlaufenden Sympathicusfasern gleichfalls auszuschalten. Wurde nun das ganze Tier belichtet, dagegen der entnervte Schenkel verdunkelt, so trat am ganzen Körper Aufhellung ein, nur der der Einwirkung des Lichtes entzogene Schenkel blieb dunkel. Leider gibt Steinach nicht an, wie er den einen Schenkel dem Lichte entzogen hat. Ferner hat Steinach ebenso wie Ehrmann (31) Papier- bzw. Stoff- oder Staniolschablonen oder -streifen auf die Haut von *Rana temporaria*, sowie *Hyla* gelegt und diese Tiere dem Lichte ausgesetzt. Entsprechend den Stellen der Haut, zu denen das Licht wegen der Bedeckung nicht gelangen konnte, erhielten beide Autoren scharf begrenzte dunkle Stellen, so daß es möglich war Worte als Photogramme auf der Haut herzustellen. Da diese Versuche auch an Tieren mit zerstörtem Rückenmark, sowie durchschnittenen Hautnerven, ja sogar an der abgezogenen Haut von *Hyla* gelingen, so glauben Steinach und Ehrmann einwandfrei bewiesen zu haben, daß das Licht direkt auf die Chromatophoren selbst reizend wirke.

Daß dieser Beweis durch Steinach und Ehrmann nicht geliefert wurde, hat Hertel (62) sehr richtig erkannt, denn Steinach ver-

wendete in seinen Versuchen direktes Sonnenlicht, also eine ultraviolette Strahlen enthaltende Lichtquelle. Da nun ultraviolette Strahlen auch die Hautnerven erregen, so wäre es natürlich möglich gewesen, daß das Sonnenlicht durch die Vermittlung der Hautnerven gewirkt haben könnte, oder aber, daß das Pigment das Licht — abgesehen von den ultravioletten Strahlen — zunächst absorbiert hätte und dadurch die Nervenendigungen der Chromatophoren erregt worden wären, so daß also wiederum der Angriffspunkt der Lichtwirkung im Nervensystem und nicht direkt im Protoplasma der Chromatophore gelegen sein könnte. Weiter muß ich gegen Steinachs Versuche den Einwand erheben, daß die bedeckten Teile vor Austrocknung mehr geschützt waren als die unbedeckten Partien der Haut, was sehr wesentlich ist, da Feuchtigkeit eine starke Expansion der Chromatophoren bedingt (Biedermann, 10; Fuchs, 45). Es ist also Steinach (113) und Ehrmann (31) keineswegs gelungen einen Beweis für die direkte Erregbarkeit der Chromatophoren durch Licht zu erbringen.

Hertel (62) hat versucht, durch isolierte Bestrahlung einzelner Chromatophoren von Tritonenlarven die Lichtwirkung genauer zu erforschen. Bei Bestrahlung mit ultraviolettem Licht von 280 $\mu\mu$ konnte schon nach 2—3 Minuten eine Pigmentbewegung nach dem Zellkörper hervorgerufen werden, die auch nach Unterbrechung der Bestrahlung noch eine Zeitlang fortdauert. Bei stärkeren Bestrahlungsintensitäten findet zwar sofort mit Beginn der Strahlung die Retraktion statt, aber schon nach wenigen Minuten hört die Pigmentbewegung auf, denn die Zelle ist geschädigt worden, was daraus hervorgeht, daß nach Aufhören der Bestrahlung keine Wiederexpansion des Pigmentes eintritt. Auch das Licht der Quecksilberlampe führt bei *Rana esculenta* und *Hyla* zu einer Pigmentretraktion (Winkler, 128). Blaues Licht von 440 $\mu\mu$ und gelbes Licht von 558 $\mu\mu$ bewirken nach einigen Minuten gleichfalls Pigmentretraktion, die nach $^1/_4$ Stunde zu vollständiger Ballung geführt hat, aber diese Lichter schädigen selbst bei hohen Intensitäten die Chromatophoren nicht (Hertel, 62).

Diese Bestrahlungsversuche an Tritonenlarven können aber auch nicht als beweisend für die direkte Lichtwirkung auf die Chromatophoren angesehen werden, obgleich das Nervengewebe durch Licht von 440 $\mu\mu$ bzw. 558 $\mu\mu$ nicht direkt erregt wird. Aber das schwarze Pigment der Chromatophore absorbiert beide Strahlenarten und könnte deshalb die Rolle des Sensibilisators für die Nervenendigungen spielen. Bei Cephalopoden hat Hertel allerdings die Nervenendigungen durch Atropin ausgeschaltet und damit bei diesen Tieren die direkte Wirkung des Lichtes auf die Chromatophoren festgestellt. Aber bei Amphibien sind solche Versuche noch nicht gemacht worden. Und da wir die komplizierten, Muskel besitzenden Chromatophoren der Cephalopoden nicht mit den Amphibienchromatophoren ohne weiteres in eine Reihe stellen dürfen, so liegt bisher kein einziger bindender Beweis dafür vor, daß bei Amphibien das Licht die Chromatophoren direkt zu erregen vermag, obgleich eine solche direkte Lichtwirkung nicht unwahrscheinlich ist.

Die Wirkung von Lichtern verschiedener Wellenlängen auf die Färbung der Amphibien wurde zuerst von Hermann

(61) an Salamanderlarven untersucht, wobei sich zeigte, daß die Versuchstiere, die in rotem Licht (unter einer roten Glasglocke) gehalten wurden, sich aufhellen wie im Dunkeln, während blaues Licht wie farbloses Tageslicht wirkt, nämlich Dunkelwerden der Tiere hervorruft. STEINACH (113) fand mit einer ähnlichen Versuchsanordnung bei *Hyla* die grünen Strahlen am wirksamsten, die roten am wenigsten wirksam; in den Versuchen von DUTARTRE (23) an *Rana esculenta* rufen weißes und gelbes Licht rasche Pigmentretraktion hervor, rotes und grünes Licht wirken schwächer; blaues und violettes Licht dagegen erzeugen eine verschieden intensive Pigmentexpansion. Endlich glaubte MERIAN (88) an Kaulquappen beobachtet zu haben, daß rotes Licht retrahierend, blaues Licht expandierend wirkt. Aber alle diese Versuche sind absolut wertlos, da niemals die Intensitäten und Wellenlängen der verwendeten Lichter bestimmt worden sind. Nur in HERTELS Versuchen an Tritonenlarven (62) ist eine solche Bestimmung gemacht worden; und gerade diese Versuche ergaben, daß sowohl gelbes Licht von 558 $\mu\mu$ als auch blaues Licht von 440 $\mu\mu$ eine gleich starke Retraktion des Pigmentes herbeiführen.

Die Regulation des durch Licht hervorgebrachten Farbenwechsels von seiten der Augen kann erst am Schluß dieses Abschnittes behandelt werden, nachdem der Einfluß des Zentralnervensystemes auf den Farbenwechsel diskutiert worden ist, weshalb ich hier auf dieses spätere Kapitel verweisen muß.

3. Koloratorische Wirkungen der Temperatur und Feuchtigkeit.

Die Farbenveränderungen, welche die freilebenden Tiere je nach der Jahreszeit zeigen, waren bereits den älteren Forschern aufgefallen und im wesentlichen mit den Temperaturverhältnissen in Beziehung gebracht worden. So erwähnt SCHNEIDER (106), daß *Bufo viridis* im Winter seine grüne Färbung verliert: Color erat corporis sordidus nigricans, nec ullum macularum viridium vestigium aderat. Namentlich v. WITTICH (129), LEYDIG (74, 75), v. BEDRIAGA (9) und WERNER (124) haben beobachtet, daß die freilebenden Amphibien im Winter oder Herbst dunkler gefärbt sind als im Sommer und Frühjahr; ebenso zeigen diese Tiere an warmen Tagen hellere Färbungen als an kalten; und WERNER (121) weist noch besonders darauf hin, daß der Farbenwechsel von *Hyla* im Winter überhaupt geringer ist als im Sommer, was auch von CARNOT (17) an *Rana* bestätigt wurde, die im Sommer auf Gifte rascheren Farbenwechsel zeigt. Diese an freilebenden Tieren und im Laboratorium gemachten Beobachtungen konnten natürlich den Einfluß der Temperatur nicht einwandfrei beweisen, da ja Lichtwirkungen, Hunger während des Winters, Herannahen bzw. Vorhandensein der Sexualperiode gleichzeitig ihre Wirkungen mitentfalteten. Aber schon LEYDIG (74, 75) hat bereits experimentelle Farbenveränderungen erzeugt, indem er *Rana platyrrhinus* und *agilis* sowie *Triton alpestris* in warmen und kalten Zimmern beobachtete und fand, daß die Tiere in der Wärme heller waren als in der Kälte.

Bei einer Reihe von Versuchen wurde die Erwärmung vorher in der Kälte dunkel gewordener Tiere durch Halten der Tiere in der Hand ausgeführt (v. WITTICH, 129; HERING, 60), aber bei diesen

Tieren kommen psychische Einflüsse, Abwehrbewegungen als Ursache der Aufhellung ebenso sehr in Frage wie Wärmewirkung, ja v. Wittich hält die Aufhellung in diesen Fällen nur durch die psychischen Faktoren bedingt. Um die psychischen Einflüsse auszuschalten, wurden von Hering (60) und von Bimmermann (11) unverletzte Tiere (*Rana temporaria* und *esculenta*) bei niederer und höherer Temperatur ohne Halten in der Hand beobachtet, wobei eine aufhellende Wirkung der Wärme zu konstatieren war, die um so schneller und intensiver ist, je höher die Temperatur ist. Beim Einbringen der aufgehellten Frösche in kaltes Wasser trat wieder Dunkelwerden ein. Aber auch bei diesen Versuchen war nicht zu entscheiden, ob die Temperatur nicht nur indirekt wirkt, indem sie die Erregbarkeit des Zentralnervensystemes gegenüber anderen z. B. optischen Reizen ändert, so daß also eine direkte Temperaturwirkung auf die Chromatophoren nicht mit Sicherheit erschlossen werden konnte; außerdem waren bei hohen Temperaturen Austrocknungen der Haut nicht immer vermieden worden, was besonders für die lokalen thermischen Reizversuche von Ehrmann (29, 31) gilt, der eine kleine auf 38° erwärmte Metallscheibe direkt auf die Haut aufsetzte und an diesen Stellen eine lokale Aufhellung beobachtete.

Auch Listers (83) Versuche waren nicht imstande, den direkt erregenden (ballenden) Einfluß der Temperatur auf die Chromatophoren zu beweisen. Lister hatte beobachtet, daß eine in einer Kältemischung gehaltene amputierte Extremität nach 5 Stunden noch keine postmortale Ballung (siehe später) des Pigmentes zeigt, während die Wärme von 40° (100° Fahrenheit) einen stark beschleunigenden Einfluß auf den Eintritt der postmortalen Pigmentkonzentration ausübt und die Zellen abtötet. Wurde dagegen eine nur vorübergehend in warmes Wasser getauchte Extremität in kaltes Wasser gebracht, so trat auch an dieser Extremität die postmortale Pigmentballung später ein als an der Extremität, die in dem warmen Wasser belassen worden war. Lister läßt es unentschieden, ob die Wärme direkt auf die Pigmentzellen oder auf deren Nerven reizend gewirkt hat. Aber selbst diesen Schluß Listers halte ich für ungenügend bewiesen, denn die Wärme konnte ohne direkte Reizwirkung die postmortalen Umsetzungen des Gewebes so beschleunigt haben, daß die ohnehin auftretendende Pigmentballung früher eintritt als sonst, während durch die Kälte die postmortalen Lebensvorgänge gehemmt werden. Dabei ist von einer direkten Reizung des Chromatophorenapparates durch die Temperatur keine Rede. Uebrigens hat die Temperatur von 40° offenbar zu einer direkten Abtötung der Zellen (Gerinnung) geführt, die nicht mit einer vitalen Pigmentballung in Parallele gesetzt werden kann. Ebenso wie Lister hat auch Bimmermann (11) bei Erwärmung einer amputierten Extremität auf 35° Aufhellung und Hering (60) Dunkelbleiben in der Kälte beobachtet. Endlich konnte Biedermann (10) zeigen, daß die durch die Temperatur hervorgerufenen Farbenveränderungen vollkommen unabhängig sind vom Zentralnervensystem, denn sie treten auch dann auf, wenn an einem Tier (*Hyla* und *Rana*) sämtliche zu einer Extremität ziehenden Nerven (auch die sympathischen) durchschnitten werden. Da Biedermann beobachtete, daß an frisch abgetrennten Hautstücken die postmortale Pigmentballung in der Wärme früher eintritt als in der Kälte, so hält er eine direkte reizende Einwirkung der Tempe-

ratur auf die Chromatophoren für erwiesen. Diesem letzten Schluß kann ich aber nach der oben ausgeführten Kritik der LISTERschen Versuche nicht zustimmen. Aber ich bin vollkommen der Meinung BIEDERMANNS, daß dieser Versuch an abgetrennter Haut beweist, daß der Blutkreislauf an dem Zustandekommen der Temperaturwirkungen auf den Farbenwechsel nicht beteiligt ist, während HERING (60) fälschlich alle Temperaturwirkungen auf Aenderungen der Zirkulation zurückführen wollte.

Auch Larven zeigen eine deutliche koloratorische Reaktion auf Erhöhung der Temperatur des umgebenden Mediums. Bisher sind nur Salamanderlarven von FISCHEL (36, 37) sowie von FLEMMING (43) untersucht worden. Sie zeigen eine Aufhellung ihrer Farbe in der Wärme und Verdunklung in der Kälte. Aber mit zunehmendem Alter der Larven nimmt die koloratorische Wirksamkeit der Temperatur ab; ebenso läßt sich bei Temperaturreizen sehr deutlich der Einfluß der Uebung zeigen, worauf bereits hingewiesen wurde. Die koloratorische Wirkung der Temperatur erstreckt sich nicht nur auf die Hautchromatophoren, sondern die Pigmentzellen des Peritoneums und der Lunge reagieren ebenfalls in gleichem Sinne; dagegen zeigen die „hellen" Chromatophoren (gemeint sind wohl die Xantholeukophoren) keine Formveränderung in der Wärme (FISCHEL, 36). Nach diesen Untersuchungen an Salamanderlarven ist es unbedingt notwendig, auch andere Amphibienlarven bezüglich ihres koloratorischen Verhaltens zu untersuchen. Denn wenn, wie zu erwarten ist, alle Larven die gleichen Temperaturreaktionen zeigen wie die erwachsenen Tiere, so haben wir es hier im Gegensatz zur Lichtreaktion mit einer primären Reaktion zu tun, welche nicht durch spätere zentrale Vorgänge beeinflußt wurde, was für die Lebenswichtigkeit dieser unveränderlichen Reaktion spräche und als wesentliche Stütze der von mir (FUCHS, 47, 48) vertretenen Meinung anzusehen wäre, daß die primäre, phylogenetisch ursprüngliche Reaktion die thermoregulatorische ist.

Daß die Feuchtigkeit der Umgebung auf die Färbung der Amphibien einen großen Einfluß ausübt, war SCHNEIDER (106) nicht entgangen: „Vero similius est colorem ranarum mirum in modum in cute humida et effuso muco lubrica vel sicca variari, diversus etiam per cutem, humore absorpto tumidam vel inspirato largiter aëre sufflatam, color transparere debet." Später haben v. SIEBOLD (109) sowie LEYDIG (72, 75, 76) beobachtet, daß die Blaufärbung, welche verschiedene *Rana*-Arten und auch *Triton taeniatus* während der Laichzeit zeigen, verschwindet, wenn die Tiere aus dem Wasser genommen werden oder selbst ans Land gehen, und wiederkehrt, wenn sie wieder ins Wasser gesetzt werden. Ferner erwähnt LEYDIG (74), daß italienische Laubfrösche in der feuchten kühlen Luft von Tübingen an Stelle ihrer hellgrünen Farbe eine olivbraune Färbung mit schwarzen Flecken zeigen. Ebenso zeigen *Bufo viridis* und *Pelobates* im Frühjahr, wo sie während der Laichzeit im Wasser leben, eine dunkle Färbung, die später, wenn die Tiere wieder am Lande leben, heller wird (BRUCH, 14). WERNER (124) hat die Wirkung der Feuchtigkeit, welche in einer Verdunklung der Farbe besteht, bei vielen freilebenden Tieren beobachtet (*Rana temporaria*, *esculenta*, *agilis*, *arvalis*, *Hyla arborea*, *Bufo variabilis*, *vulgaris*, *Pelobates punctatus*, *fuscus* und *cultripes*, sowie *Discoglossus pictatus*).

Experimentell wurde der Einfluß der Austrocknung zuerst von Lister (83) studiert, welcher fand, daß die Austrocknung einer amputierten Froschpfote die Pigmentreaktion aufhebt, nach Zutritt von Wasser kehrt die Reaktion der Zellen wieder zurück. Aber bei Tieren, bei denen der Kreislauf normal im Gange ist, hat die Austrocknung keinen Einfluß auf die Pigmentzellen. Biedermann (10) konnte aber zeigen, daß Listers Meinung eine durchaus irrige ist. Nach Biedermanns Beobachtungen, die von Fuchs (45) vollkommen bestätigt wurden, werden *Rana temporaria* und auch *esculenta* (Fuchs) bei längerem Trockenhalten sehr stark aufgehellt. Selbst bei niederer Temperatur und absoluter Dunkelheit, wo sonst die Tiere ganz dunkel sind, haben die Tiere eine ganz helle Färbung, wenn man sie abtrocknet und in einem mit Filtrierpapier belegten Glasgefäß hält. Dagegen werden die Versuchstiere im seichten Wasser sehr rasch dunkel. Biedermann fand, daß umschriebene Benetzung einer Hautstelle bei hellen Tieren keine Dunklung hervorzubringen vermag, sondern nur die Benetzung des ganzen Tieres ist wirksam. Daraus schließt Biedermann, daß die Austrocknung wahrscheinlich indirekt durch eine dauernde Erregung des Nervensystemes ihre Wirkung entfaltet, doch könnte auch gleichzeitig eine periphere Wirkung auf die Chromatophoren vorhanden sein. Jedenfalls müssen Versuche mit lokaler Benetzung bzw. an abgetrennter Haut weiter wiederholt werden, da die Versuche Biedermanns zur Entscheidung dieser Frage nicht ausreichen. Auffallend muß es erscheinen, daß Biedermann im Gegensatz zu Werner (124) bei *Hyla* durch Trockenhalten keine Aufhellung erzielen konnte. Biedermann glaubte, es hänge dies damit zusammen, daß *Hyla* während der warmen Jahreszeit im Trocknen auf Bäumen lebt. Daß dies nicht der Grund sein kann, beweisen die Beobachtungen von Siedlecki (110) an *Polypedates Reinwardtii*, der ebenfalls auf Bäumen lebt und trotzdem auf Austrocknung reagiert, obgleich er während des Freilebens vom Feuchtigkeitsgehalt der Luft ziemlich unabhängig zu sein scheint. Der javanische Flugfrosch wird bei Austrocknung dunkel. An gestorbenen Tieren kann man durch Befeuchten der Haut starke Aufhellung hervorrufen, ja man kann auf diese Weise ganz lokale Zeichnungen künstlich erzeugen. Es sprechen diese Versuche gegen Biedermanns Anschauung, daß die Austrocknung hauptsächlich durch zentrale Erregung wirke. Jedenfalls sind neue Versuche erforderlich, in denen auch das Verhalten von Larven entsprechend berücksichtigt werden muß.

4. Einfluß des Blutkreislaufes auf die Färbung (Sauerstoff-Kohlendioxydwirkung).

Die erste Beobachtung über den Einfluß des Blutkreislaufes auf den Ballungszustand der Chromatophoren hat Busch (16) an Froschlarven gemacht. Er bemerkte, daß bei Stocken des Blutkreislaufes während der mikroskopischen Beobachtung alle Pigmentzellen ihre Sternform eingebüßt haben. Als aber nach Abheben des Deckglases vom Präparat die Zirkulation wieder in Gang gekommen war, traten neuerdings die mit Pigment erfüllten Fortsätze wieder hervor. Lister (82, 83) hat kurz darauf, wohl ganz unabhängig von Busch, die Wirkung der Kreislaufstörung

auf die Pigmentzellen sehr sorgfältig studiert, so daß seine Beobachtungen von den zahlreichen späteren Forschern vollkommen bestätigt wurden. Nach Unterbindung der Arterien eines Beines wurden alle Weichteile des Schenkels mit Ausnahme des Nerven durchtrennt und dann der Frosch ins Dunkle gebracht, wo das ganze Tier dunkel wurde mit Ausnahme der unterbundenen Extremität, die trotz der erhaltenen nervösen Verbindung mit dem übrigen Körper heller wurde. 9 Stunden nach der Operation war eine maximale Aufhellung eingetreten, doch ist die Zeit, innerhalb deren die Kreislaufsunterbrechung wirkt, verschieden und hängt besonders davon ab, ob das Blut in den Gefäßen zurückbleibt oder nicht. So trat in einem Falle, wo ein Stück Haut ausgeschnitten wurde, die Pigmentreaktion infolge der Anämie schon nach 9 Minuten ein, während nach Amputation eines zuvor unterbundenen Beines die Aufhellung erst nach $^1/_4$ Stunde beginnt. Selbst kurzdauernde Unterbrechungen des Kreislaufes genügen, um eine dauernde „Funktionsunfähigkeit“ der Chromatophoren herbeizuführen (Lister, 83). Aehnliche Versuche wurden von Bimmermann (11), Vulpian (120), Hering (60), Biedermann (10), Ehrmann (31), Lieben (79) u. a. mit gleichem Erfolg wiederholt. Hering (60) hatte angegeben, daß die Unterbindung der Schenkelvenen meist den gleichen Erfolg hat wie die Unterbindung der Arterien, aber Biedermann (10) konnte durch seine sorgfältigen Versuche zeigen, daß eine venöse Stauung infolge Abklemmens der Venen weniger deutlich wirkt als die Abklemmung der Arterien, denn trotz der vollkommenen Zirkulationsunterbrechung und Ausbildung von Oedemen blieb die ursprüngliche dunkle Färbung der Extremität unverändert erhalten. Ferner konnte Biedermann zeigen, daß bei Eintritt eines Kollateralkreislaufes nach der Unterbindung die Pigmentballung nur eine unvollkommene war.

Die Wirkung der Kreislaufsunterbrechung ist nur an den Melanophoren vorhanden, die Xantholeukophoren zeigen keine Veränderungen, weshalb die grüne Farbe der Frösche nach Sistieren der Blutzirkulation erhalten bleibt. Uebrigens scheint nach Biedermanns Erfahrungen *Hyla* gegen eine Anämie weniger empfindlich zu sein als *Rana temporaria*.

Daß die Wirkung der Unterbrechung des Kreislaufes auf einem Mangel an Sauerstoff beruht, war schon von Lister (82) erkannt worden, ebenso daß die postmortale Pigmentballung durch die Kreislaufsunterbrechung hervorgerufen wird. Sowohl Bimmermann (11) als Biedermann (10) haben gezeigt, daß Frösche, die mit Kochsalzlösung ausgespritzt wurden, sehr hell werden. Aber darüber, wo der eigentliche Angriffspunkt des Sauerstoffmangels ist, herrschte keine Einigkeit. Lister (82) spricht davon, daß die Kreislaufsstörung zuerst auf die peripheren, in den Geweben zerstreuten Ganglienzellen wirke. Dann weist er darauf hin, daß bei Gefäßverengerung Pigmentballung, bei Gefäßerweiterung Expansion eintritt. Es scheint, als ob Lister die Wirkung der Kreislaufsstörung auf die Chromatophoren als eine indirekte, durch die peripheren Ganglien vermittelte ansehen möchte. Bimmermann (10) bestreitet zwar die periphere Wirkung der Zirkulationsstörung nicht, aber er fand, daß beim Verbluten des ganzen Tieres die Anämie besonders auf das Rückenmark wirkt und von dort aus die Aufhellung hervorruft. Denn nach Ischiadicusdurchschneidung auf einer Seite wird das Bein dieser Seite

beim Verbluten nicht hell, während es der übrige Körper wird; diese Unterschiede bleiben aus, wenn das Gehirn und Rückenmark zerstört worden sind, ebenso gelingt es, durch Zerstörung der unteren Rückenmarksabschnitte die zugehörigen hinteren Körperabschnitte dunkel zu erhalten, während die vorderen Körperteile sich stark aufhellen infolge der anämischen Erregung des Rückenmarkes. Natürlich tritt auch später in allen Teilen die postmortale Aufhellung auf. Der ganze Unterschied liegt eben nur darin, daß das Zentralnervensystem bereits früher durch die Anämie erregt wird als der Chromatophorenapparat, daß aber die peripheren Chromatophoren, wenn auch später, ebenfalls von der Anämie betroffen werden. Ob allerdings die Erregung an den Nervenendigungen oder im Protoplasma der Chromatophore angreift, ist nicht entschieden.

Der Einfluß des Kohlendioxyds auf die Färbung der Frösche wurde wohl von v. Wittich (129) untersucht, aber er vermochte bei Vergiftung der Versuchstiere mit Kohlensäure keine sicheren Färbungsresultate zu erzielen, indem die Tiere bald hellgrün waren, wenn sie Krämpfe zeigten, oder Flecke aufwiesen, wenn sie unter Kollapserscheinungen zugrunde gingen. Lister (83) hatte aber bereits erkannt, daß die Kohlensäure den Eintritt der postmortalen Pigmentballung zu verzögern vermag. Jedoch die richtige Deutung der Kohlensäurewirkung hatte auch Lister nicht gefunden; denn er schrieb der Kohlensäure nur eine vorübergehende Wirkung zu, weil die amputierten Beine, wenn sie aus dem kohlensauren Wasser entfernt wurden, dennoch postmortale Aufhellung zeigten. Erst Biedermann (10) hat die lähmende Wirkung des Kohlendioxyds auf die Chromatophoren richtig erkannt. Dunkle Exemplare von *Rana temporaria* wurden bei niederer Temperatur und vollkommenem Lichtabschluß unter Oel gehalten; dabei zeigt die Hautfarbe in keinem Stadium der Dyspnoë oder Asphyxie eine erhebliche Veränderung, selbst wenn Stillstand der Blutzirkulation oder der Erstickungstod eingetreten ist. Die gleichen Erscheinungen, dunkle Färbung, sind zu beobachten, wenn die Frösche in ausgekochtem Wasser oder in einem indifferenten Gas, z. B. Wasserstoff, erstickt wurden. Bringt man aber die Haut eines derartig erstickten Tieres mit Luft wieder in Berührung, so tritt wieder Aufhellung ein. Eine rasche Lähmung der Chromatophoren tritt in kohlensäurehaltigem Wasser oder in reinem Kohlendioxyd ein; da kann die Lähmung so rasch eintreten, daß die Chromatophoren noch gar nicht vollständig expandieren konnten. Bringt man eine solche Haut mit Sauerstoff in Berührung, so tritt dann sogar noch ein Dunklerwerden auf und erst später die postmortale Pigmentballung. Da das Kohlendioxyd auch auf isolierte Hautstücke dunkelnd wirkt, so nimmt Biedermann eine direkte lähmende Wirkung auf die Chromatophoren selbst an. Siedlecki (110) hält es für möglich, daß die dunkle Hautfärbung ruhig sitzender *Polypedates* ebenfalls durch Kohlendioxydanhäufung zustande kommt, weil diese Tiere dann sehr selten atmen. Ebenso soll die dunkle Farbe der Tiere nach dem Tode auf eine Kohlendioxydanhäufung zurückzuführen sein.

Es wurde bereits mehrfach erwähnt, daß nach dem Tode eine starke Aufhellung der Frösche eintritt, die von Harless (58) zuerst gesehen wurde und von Lister (82, 83) auf den Sauerstoffmangel infolge des Aufhörens der Zirkulation zurückgeführt wird.

Ob dabei die Chromatophoren selbst oder ihre Nervenendigungen erregt werden, läßt BIEDERMANN (10) unentschieden. Der Eintritt der postmortalen Aufhellung erfolgt langsamer, wenn die Gewebe noch Blut enthalten, ebenso wird ihr Eintreten durch niedere Temperaturen verzögert, durch Erwärmen beschleunigt. Nach einer gewissen Zeit, in der eine maximale Ballung des Pigmentes eingetreten war, erfolgt wiederum die Expansion, dann haben die Chromatophoren endgültig ihre Lebenstätigkeit eingestellt. Außer an *Rana temporaria* (LISTER) wurde die postmortale Pigmentballung beobachtet an *Rana esculenta* (hellgelbe Färbung BIMMERMANN, 11), an *Hyla* (HARLESS, 58; EHRMANN, 31; WERNER, 124), *Pelodytes punctatus* (WERNER, 124), *Pelobates fuscus*, *Bufo variabilis* (LEYDIG, 75), die alle nach dem Tode eine sehr starke Aufhellung zeigen. Nur *Polypedates Reinwardtii* wird nach dem Tode dunkel, wofür SIEDLECKI (110) eine Anhäufung von Kohlendioxyd verantwortlich macht, was mir aber wenig wahrscheinlich zu sein scheint; denn warum sollte gerade hier mehr Kohlendioxyd im Tode sich anhäufen als bei den anderen Amphibien?

5. Farbenveränderungen durch chemische Substanzen.

Die Einwirkungen chemischer Substanzen (Gifte) auf den Farbenwechsel wurden fast ausschließlich an *Rana esculenta* und *fusca* sowie an *Hyla* studiert, wobei die zu untersuchenden Substanzen gewöhnlich subkutan injiziert wurden oder auf die Haut aufgepinselt oder aufgebracht wurden. In den meisten Fällen handelt es sich allerdings um Versuche, die nicht systematisch durchgearbeitet wurden, so daß dadurch viele Widersprüche entstanden, welche bei sorgfältiger angestellten Versuchen, namentlich an einem größeren Material, leicht hätten vermieden werden können. Der zweite, offenbar vielfach gemachte Fehler liegt darin, daß man die vorübergehenden Reizwirkungen von den Dauerwirkungen nicht schied und vor allem nicht darauf achtete, ob die angewendete Substanz nicht nur eine allgemeine Erregbarkeitssteigerung gegenüber koloratorischen Reizen hervorbrachte, so daß dann die übrigen Faktoren des Versuches das Resultat bestimmten, die irrtümlich als spezifische Wirkung des chemischen Agens angesehen wurden. Versuche, welche allen diesen Anforderungen gerecht werden, hat nur FUCHS (45) mit einer Reihe von Alkaloiden angestellt. Einheitliche Gesichtspunkte über die Wirkung der chemischen Agenzien lassen sich heute noch nicht oder nur in sehr beschränktem Maße geben, weil die Untersuchungen noch zu lückenhaft sind, so daß wir uns hier mit einer oftmals zusammenhanglosen Aufzählung der Resultate begnügen müssen.

Von den anorganischen Verbindungen ist zuerst von LISTER (83) die Wirkung des Ammoniaks studiert worden. Lokale Einwirkung von Ammoniakdämpfen auf die Haut eines unter Oel getauchten Frosches bringt Expansion der Chromatophoren in einem mittleren Stadium hervor, so daß LISTER glaubt, das Ammoniak verhindere nur die Kontraktion (Ballung) der Chromatophoren. Jedenfalls ist der ganze Versuch höchst unklar. Bei *Polypedates* ruft Ammoniak ein Dunkelwerden der damit betupften Hautstellen hervor (SIEDLECKI, 110). Von den Halogensalzen wurde vor allem das

Kochsalz untersucht. Bereits BIMMERMANN (11) hatte beobachtet, daß Salzfrösche auffallend hell sind, aber in diesen Versuchen handelt es sich nicht um eine spezifische chemische Wirkung des Kochsalzes, sondern nur um die Wirkung des Sauerstoffmangels, da das Blut durch eine Kochsalzlösung verdrängt worden war. Ferner erwähnt HERING (60), daß nach Injektion einer 1-proz. Kochsalzlösung Hellwerden der Versuchstiere eintritt, was aber auch keine chemische Reizung ist, da die hypertonische Kochsalzlösung durch Wasserentziehung reizend wirkt. Dagegen hat EHRMANN (29, 31) beobachtet, daß Auflegen eines Kochsalzkristalles oder Aufpinseln einer 10-proz. Kochsalzlösung auf die Haut von *Hyla* eine rasche Expansion der Melanophoren herbeiführt. Grün gefärbte Tiere werden dunkel schwärzlich, während vorher graue Tiere eine intensive Berlinerblaufärbung zeigen, die nach wenigen Minuten in ein Hellgrün übergeht. Die Erklärung, die EHRMANN für diese Farbenveränderungen gibt, ist höchst kompliziert. Danach soll die Blaufärbung dem Reizzustand, die grüne der Lähmung oder Ruhe entsprechen. Durch das Auflegen des Kochsalzkristalles soll sich das gelbe Pigment der Xantholeukophoren in sonst nicht vorhandenen Fortsätzen ansammeln und dann nach Aufhören der Reizung (Grünfärbung) sich an die Oberfläche der Zelle begeben; und außerdem senden die dunklen Zellen ihre Fortsätze aus. Jedenfalls kann man wohl sagen, daß es sich hier nicht um chemische Reizungen handelt, sondern um osmotische, die vielleicht starke Schrumpfungen der Zellen veranlassen, wenigstens scheint das Auftreten sonst nicht vorhandener Fortsätze an den Xantholeukophoren sehr dafür zu sprechen. Das nachherige Auftreten der grünen Farbe entspricht einer mittleren Retraktion des Pigmentes, die erfolgt, wenn die osmotische Reizung bis in die tieferen Schichten vorgedrungen ist. Da inzwischen den oberflächlichen Geweben genügend Wasser entzogen worden ist, so ist die Salzlösung weniger konzentriert und wirkt deshalb nicht mehr stark ballend. Die dunkle Färbung nach Auflegen eines Seesalzkristalles erwähnt auch CARNOT (17) und meint sogar, daß konzentriertere Salzlösungen das Pigment zersetzen, eine Annahme, die ganz unhaltbar ist, da das Melanin von Kochsalzlösung nicht angegriffen wird. Jodkali bewirkt eine sichere Aufhellung des Frosches; leider hat CARNOT ganz vergessen, die Konzentration der verwendeten Lösung anzugeben.

Kohlenoxyd, sowie alle dieses Gas enthaltenden Gemische (Leuchtgas) wirken nach BIEDERMANN (10) binnen kurzer Zeit sehr energisch aufhellend, so daß bei erhaltenem Kreislauf und trotz niederer Temperatur die Hellfärbung eintritt, die durch Verdrängung des Blutsauerstoffes bedingt sein dürfte. Die Wirkung ist nicht nur eine vom Zentralnervensystem ausgehende, denn sie tritt auch ein, wenn sämtliche Nerven und das Rückenmark zerstört worden sind.

Viel zahlreicher sind die Untersuchungen über die Farbenveränderungen durch Narkotika. Bei Anwendung von Chloroform konnte v. WITTICH (120) keine eindeutigen Resultate beobachten. Dagegen erwähnt LISTER (83), daß das Chloroform den Eintritt der postmortalen Pigmentballung hintanhält, was durch eine Lähmung der Chromatophoren bedingt ist. Doch zeigen sich in LISTERS Versuchen auch manche Unregelmäßigkeiten, die erst durch BIEDERMANN (10) aufgeklärt wurden, denn das Chloroform lähmt die

Chromatophoren, bevor noch der Zustand der vollkommenen Pigmentexpansion erreicht ist. Ebenso wirkt auch der Aether expandierend und lähmend (BIEDERMANN, 10; VULPIAN, 120; FUCHS, 45); aber ich muß BIEDERMANN insofern widersprechen, als er angibt, daß bei Temporarien keine stärkere Dunkelfärbung eintritt, da der Aether wie das Chloroform die Chromatophoren vor Erreichen der vollkommenen Expansion lähmt. Ich (FUCHS, 45) habe sehr starke Dunkelfärbung sowohl an Temporarien als auch an Esculenten während der Aethernarkose beobachtet, die Tiere waren fast schwarz, was wohl damit zusammenhängt, daß ich die Tiere mit kleinen Aetherdosen langsam narkotisierte, so daß die Chromatophoren Zeit hatten, sich vollständig zu expandieren, bevor die vollkommene Lähmung der Chromatophoren eingetreten war, die auch ich zweifellos konstatiert habe, da solche Tiere durch kein Aufhellung bewirkendes Mittel, z. B. vollkommenes Trockenhalten, hell wurden. Nach dem Verschwinden der Aethernarkose kehrt auch in diesen Fällen die Reaktionsfähigkeit der Chromatophoren vollständig zurück. Aus den gleichen Gründen wie in BIEDERMANNS Versuchen ist wohl auch CARNOT (17) zu der Angabe gelangt, daß Aether unsicher und nur unvollkommen verdunkelnd wirkt. Dagegen rufen Aether und Chloroform nach SIEDLECKIS (110) Beobachtungen bei *Polypedates Reinwardtii* eine starke Aufhellung hervor, manchmal werden die Tiere sogar weißlichgrau, eine Farbe, die niemals bei freilebenden Tieren vorkommt. Es ist natürlich unmöglich zu sagen, wieso diese Aufhellung zustande kommt, da SIEDLECKIS Beobachtung die einzige an *Polypedates* angestellte ist; aber es ist sehr gut möglich, daß *Polypedates* auf die genannten Narkotika gerade entgegengesetzt reagiert als unsere Frösche, da ja FUCHS (45) auch bei *Rana esculenta* und *fusca* solche entgegengesetzte Reaktionen auf Alkaloide beobachtet hat. Chloralhydrat soll keine oder nur eine unsichere geringe Verdunklung bei Fröschen hervorrufen (CARNOT, 17).

Schon frühzeitig hat man die Wirkung verschiedener Adstringentien und Vesikantien als koloratorische Reizmittel untersucht. Zuerst wurde das Terpentinöl von v. WITTICH (129) angewendet, wobei sich an den mit Terpentinöl betupften Hautpartien eine vorübergehende Aufhellung einstellte; auch HARLESS (58) hat bei *Hyla* Hellwerden beobachtet. LISTER (82) fand bei direktem Aufpinseln von Terpentinöl auf die Haut von *Rana temporaria* keine Farbenveränderung, dagegen wirken (LISTER, 83) Senföl (das Präparat ist nur mit „mustard“ bezeichnet) Kantharidenextrakt und Krotonöl expandierend auf die Zellen, wobei Krotonöl sehr langsam wirkt. Alle diese Substanzen wirken lokal und auch an ausgeschnittenen Hautstücken. LISTER (83) nimmt an, daß diese Vesikantien zuerst die Chromatophorennerven lähmen, während die Zellen selbst noch nicht erregt sind, so daß sie jetzt, vom hemmenden Nerveneinfluß befreit, die aktive Pigmentexpansion ausführen, so lange, bis diese Pharmaka auch die Chromatophoren selbst lähmen, wodurch die Pigmentexpansion zum Stillstand kommt. Aber an einer anderen Stelle sagt LISTER, daß der Senf und auch die anderen Mittel die Expansion hemmen und zwar um so stärker, je stärker ihre Einwirkung ist, das heißt also nichts anderes, als daß diese Mittel auch Pigmentballung zu erzeugen vermögen. Da LISTER selbst an den mit diesen Mitteln behandelten Hautbezirken deutliche Entzündungs-

erscheinungen beobachtet hat, so können wir die komplizierten Erscheinungen wohl nur als Effekte des Entzündungsprozesses ansehen, die durch das Zusammenwirken der hervorgerufenen Kreislaufsstörungen, Nervenreizungen, Lähmungen, Oedembildung äußerst kompliziert sind, so daß Listers Deutung der ganzen Erscheinung sehr fraglich erscheint.

Als ein sehr wirksames Mittel zur Pigmentballung beschreibt Carnot (17) das salzsaure Anilin („chlorhydrate d'aniline"), von dem ein „Tropfen" einer 5-proz. Lösung, subkutan injiziert, binnen 30 Minuten eine starke Aufhellung hervorbringt, die nach einigen Stunden wieder vorübergegangen ist, dagegen tritt bei großen (letalen) Dosen keine Aufhellung ein. Ein durch salzsaures Anilin aufgehellter Frosch kann durch Amylnitrit (subkutan oder eingeatmet) dunkel gefärbt werden, da das Amylnitrit eine starke Expansion der Chromatophoren binnen $^1/_4$ Stunde hervorruft.

Viel umfangreicher sind die Untersuchungen über die koloratorischen Wirkungen der Alkaloide, obgleich systematische Untersuchungen dieser Wirkungen am Frosch nur von Fuchs (45) angestellt worden sind.

Das Strychnin wurde zuerst von v. Wittich (129) untersucht, der eine starke Aufhellung der Frösche während des Krampfstadiums fand, während später nach Aufhören der Krämpfe eine dunkle Färbung vorhanden war; zu dieser Zeit erwiesen sich aber die Chromatophoren bei elektrischen Hautreizungen noch reaktionsfähig, da sie Ballung zeigten. Die aufhellende Wirkung des Strychnins wurde von Hering (60), Bimmermann (11) und Biedermann (10) bestätigt. Bimmermann durchschnitt einem Frosch auf der einen Seite den Nervus ischiadicus und injizerte dann dem Frosch 2—3 Tropfen einer 0,5-proz. Strychninlösung. Schon vor Eintritt der Krämpfe war der Farbenunterschied zwischen operiertem Bein, das dunkel war, und dem übrigen Körper, der sich aufgehellt hatte, viel deutlicher als vor der Strychnininjektion. Da aber während des Krampfstadiums auch das operierte Bein sich stark aufhellte, so schreibt Bimmermann dem Strychnin neben der Wirkung auf das Rückenmark auch eine direkt erregende Wirkung auf die Pigmentzellen zu. Diese letztere ist aber durch Bimmermanns Versuche keineswegs erwiesen, da nach Ischiadicusdurchschneidung noch die ganze längs der Gefäße verlaufende koloratorische Bahn erhalten geblieben war. Die Untersuchungen von Fuchs (45) haben ergeben, daß bei *Rana esculenta* und *Rana fusca* kleine Strychnindosen (0,02—0,05 mg subcutan), die selbst noch keine bestimmte Färbung des Tieres hervorzurufen vermögen, die koloratorische Erregbarkeit des Tieres in hohem Grade steigern, so daß das Licht, Trockenheit und Wärme viel stärker aufhellend, Kälte, Dunkelkeit und Feuchtigkeit viel stärker verdunkelnd wirken als bei den unter genau gleichen Bedingungen befindlichen Kontrolltieren. Bei Dosen von 0,06—0,075 mg Strychnin tritt während des Krampfstadiums eine deutliche Aufhellung ein, die auch nach dem Verschwinden der Krämpfe und der darauf folgenden Lähmung des Tieres noch bestehen bleibt. Dabei handelt es sich um eine wirkliche Aufhellung des Tieres, nicht um eine Steigerung der koloratorischen Erregbarkeit, denn die Tiere sind auch im seichten Wasser hell, wo sie bei einer bloßen Steigerung der kolo-

ratorischen Erregbarkeit dunkel sein müßten. Später nach Verschwinden der aufhellenden Wirkung bleibt die Steigerung der Erregbarkeit noch lange erhalten. Besonders lange ließ sich eine photische Erregbarkeitssteigerung nachweisen, bei einzelnen mit 0,1—0,25 mg Strychnin vergifteten Tieren bis 64 Stunden nach der Injektion.

Auch über die koloratorische Wirkung des Kurare liegen eine Anzahl von sich teilweise widersprechenden Angaben vor. Lister (82) beobachtete an Temporarien $^1/_2$ Stunde nach subkutaner Injektion von Kurare eine vollkommene Retraktion der vorher expandierten Melanophoren. Bald darauf beginnt eine neuerliche Expansion, die bis zum nächsten Morgen anhielt, wo die Zirkulation schon zum Stillstand gekommen war, dann trat innerhalb von 5 Stunden die maximale postmortale Pigmentballung ein. Die Wirkung des Kurare beruht nach Lister nur auf einer Lähmung der Nervenendigungen, die Chromatophoren selbst sind nicht gelähmt, da die postmortale Ballung zur gewöhnlichen Zeit eintritt. Auch Hering (60) sah im Anfang nach Kurareinjektionen eine Aufhellung der Frösche, aber schon nach 2 Stunden selbst bei geringen Dosen (nähere Angabe fehlt) ganz dunkle Färbung eintreten, auf welche die Rückenmarkszerstörung keinen sicheren Einfluß ausübt. Dagegen hat Biedermann (10) bei schwachen Kuraredosen an Temporarien keine Veränderung der Färbung konstatieren können, außerdem reagierten die Chromatophoren bei Reizung der Nerven. Erst bei großen Kuraredosen wird die Reizbarkeit der koloratorischen Nerven aufgehoben, wie ich selbst auf Grund unveröffentlichter Versuche bestätigen kann. Biedermann sah sowohl bei Temporarien als bei *Hyla* manchmal eine dunkle Färbung auftreten, aber bei großen lokal gegebenen Dosen trat bei *Hyla* an der Injektionsstelle selbst eine Aufhellung (gelbe Färbung) ein, so daß Biedermann zu dem Ergebnis kommt, daß das Kurare zwar die Chromatophorennerven lähmt, aber die Chromatophoren selbst erregt, wenn es mit ihnen in genügender Dosis in Berührung gebracht wird. Dieses Ergebnis kann meiner Meinung nach nur durch eine mechanische Reizung der Injektionsstelle durch Anspannung der Haut infolge Injektion zu großer Mengen von Flüssigkeit oder Beimischung erregender Substanzen zum Kurare hervorgebracht worden sein.

Nach den Versuchen von Fuchs (45) wirken Dosen von 0,02 bis 0,04 mg Kurare bei *Rana fusca* schwach verdunkelnd, trotzdem die Versuchstiere fast trocken im hellen, warmen Zimmer gehalten wurden, also unter Bedingungen, die stark aufhellend wirken. Die Verdunklung ist zwar nicht sehr groß, aber doch sicher wahrnehmbar und tritt selbst bei der schwächsten Dosis ein, wo noch keine motorische Lähmung des Tieres vorhanden ist. Bei höheren Dosen tritt natürlich die vollkommene motorische Lähmung ein, die Verdunklung ist um so intensiver und länger dauernd, je höher die verwendete Dosis ist. Die Verdunklung ist vollständig unabhängig von der durch die Lähmung der Atemmuskeln hervorgebrachten dyspnoischen Blutbeschaffenheit, denn sie ist auch noch dann vorhanden, wenn die Lähmung der Muskeln längst vorübergegangen ist. So wurden z. B. nach Vergiftung eines Tieres mit 0,2 mg Kurare die ersten spontanen Bewegungen 42 Stunden 17 Minuten nach der Injektion beobachtet, während die Verdunklung sich erst 72 Stunden 30 Minuten nach der Injektion verlor. Bei *Rana fusca*

wirkt also das Kurare verdunkelnd zu einer Zeit, wo noch keine oder schon wieder keine Lähmung der Nervenendigungen der Skelettmuskeln vorhanden ist. Dagegen hatte dieselbe Kurarelösung in allen Versuchen an *Rana esculenta* eine aufhellende Wirkung, die ebenfalls unabhängig vom Lähmungsstadium ist. Wir müssen diese verschiedenen Reaktionen auf ein und dasselbe Reagens als physiologische Artverschiedenheiten ansehen. Sie lehren uns, daß man Versuchsergebnisse, die an einer Art gewonnen worden sind, nicht ohne weiteres auf selbst nahe verwandte Arten übertragen darf.

Die Einwirkung des Nikotins wurde bei Amphibien zuerst von Carnot (17) untersucht, welcher angibt, daß einige Tropfen einer 5-prom. Nikotinlösung bei einem dunklen Frosch eine rasche Aufhellung erzeugen, während helle Frösche keine Reaktion zeigen. Carnots Versuche waren mir zur Zeit, als ich meine Versuche anstellte, vollkommen unbekannt gewesen, sonst würde ich schon damals (Fuchs, 45) die Unrichtigkeit dieser Beobachtungen erwähnt haben. In den Versuchen von Fuchs (45) trat nach Injektion von 0,1 mg Nikotin schon nach kurzer Zeit (27 Minuten) eine Verdunklung der Versuchstiere ein, die allmählich sehr intensiv wurde. Die starke Verdunklung besteht auch dann noch weiter, wenn die Nikotinlähmung der Muskeln längst vorübergegangen ist. Bei höheren Dosen (2 mg) tritt unmittelbar nach der Injektion, entsprechend dem rasch vorübergehenden Aufregungszustand des Tieres eine kurzdauernde Aufhellung ein, die aber sofort in eine rasch zunehmende Verdunklung übergeht. Diese Aufhellung hat vielleicht Carnot gesehen, aber wie er die intensive Verdunklung übersehen konnte, ist mir ein vollkommenes Rätsel. Die Verdunklung ist so stark, daß sie selbst durch 24-stündiges Trockenhalten der Tiere im hellen, 10° warmen Zimmer nicht zum Verschwinden gebracht werden kann. *Rana fusca* und *esculenta* reagieren vollkommen gleichsinnig auf Nikotin. Die Nikotinwirkung ist vor allem deswegen interessant, weil sie uns zeigt, daß sich das Chromatophorensystem wie alle anderen vom autonomen Nervensystem beherrschten Gebilde verhält, auf die das Nikotin infolge der Ausschaltung der Ganglien lähmend wirkt.

Das Ergotin soll nach Carnot (17) eine Aufhellung dunkler Frösche hervorgerufen, was von Carnot auf die gefäßerregende Wirkung des Mittels bezogen wird.

Santonin hellt die Frösche allmählich bis blaßgelb auf. Nach Carnot (17) soll es sich dabei vielleicht um eine Anpassung an die nach Santonin auftretenden subjektiven gelben Gesichtsempfindungen handeln; aber da auch ein blinder Frosch nach Santonininjektion die gleiche Aufhellung zeigt, so nimmt Carnot an, daß diese kein durch die Augen vermittelter Reflex ist. Eine Diskussion dieser Frage ist ganz überflüssig, weil wir keinen einzigen Beweis dafür haben, daß Frösche nach Santonin subjektiv gelb sehen; selbst wenn das der Fall wäre, dann könnte ein geblendeter Frosch noch immer eine Gelbempfindung haben, da diese doch nur subjektiv ist.

Atropin (Fuchs, 45) übt sowohl bei *Rana esculenta* als auch bei *Rana temporaria* nach einer rasch vorübergehenden Aufhellung eine nur mäßig verdunkelnde Wirkung aus.

Brucin (Fuchs, 45) wirkt bei *Rana fusca* schon in Dosen von

0,25 mg deutlich aufhellend, ohne daß Krämpfe auftreten. Mit steigender Dosis wird die Aufhellung stärker, aber wenn den Krämpfen das Lähmungsstadium folgt, dann zeigen die Versuchstiere meist eine dunklere Färbung als die Kontrolltiere. Diese dunkle Färbung ist wahrscheinlich eine gesteigerte Reaktion auf Feuchtigkeit, aber es ist nicht ganz ausgeschlossen, daß es sich um eine Erschöpfung der Chromatophoren nach den langen Dauerkontraktionen handelt.

Komplizierter ist die Brucinreaktion bei *Rana esculenta.* Bereits kleine Dosen (0,5 mg) erzeugen im Anfang des rasch eintretenden Lähmungszustandes eine geringe vorübergehende Verdunklung. Diese Verdunklung wird um so deutlicher, je höher die Brucindosis ist. Nach Abklingen der Lähmung bleibt eine sehr bedeutende Steigerung der Erregbarkeit für alle koloratorischen Reize zurück. Bei großen Brucindosen (von 3,5 mg an) sind die Versuchstiere stets aufgehellt, selbst unter Bedingungen, wo normalerweise eine bedeutende Verdunklung eintreten sollte. Während also *Rana fusca* selbst bei den schwächsten Dosen nur die aufhellende Wirkung des Brucins zeigt und dann eine Erregbarkeitssteigerung erkennen läßt, tritt bei *Rana esculenta* nach kleinen Dosen eine Verdunklung ein, und nur sehr große Dosen bewirken eine Aufhellung.

Cocain (Fuchs, 45) erzeugt während des kurzdauernden Erregungszustandes der Versuchstiere eine Aufhellung, die auch noch im Beginn des Lähmungsstadiums vorhanden ist, später aber verschwindet und nur eine Erregbarkeitssteigerung gegen Feuchtigkeit und Temperaturreize zurückläßt. Die beiden Froscharten zeigen übereinstimmende Färbungsänderungen, die bei beiden Arten nicht sehr stark, aber doch deutlich sind.

Coniin (Fuchs, 45) bewirkt binnen $1-1\frac{1}{2}$ Stunden nach der Injektion eine deutliche Verdunklung der Versuchstiere, selbst wenn sie fast trocken im 19^0 warmen, hellen Zimmer gehalten werden. Bei 1—2 mg Coniin ist die Verdunklung nicht sehr erheblich, aber doch deutlich sichtbar, sie wird aber deutlicher mit Zunahme der injizierten Dosis. Die Verdunklung tritt auch bereits bei Dosen ein, die noch keine Lähmung der Versuchstiere erzeugen (1—4 mg), so daß also die Verdunklung nicht als Folge der durch die motorische Lähmung bedingten dyspnoischen Blutbeschaffenheit angesehen werden kann. Eine Nachwirkung in Form einer Erregbarkeitssteigerung auf koloratorische Reize wurde nicht beobachtet. Die beiden untersuchten Froscharten reagieren zwar gleichsinnig, nur war die Intensität der Coniinreaktion bei *Rana esculenta* stärker ausgeprägt als bei *Rana fusca.*

Durch Eserin konnte weder bei *Rana fusca* noch bei *esculenta* ein sicherer Farbenwechsel erzielt werden (Fuchs, 45).

Morphin (Fuchs, 45) ließ bei *Rana fusca* keine sicheren Farbenveränderungen erkennen, wohl aber zeigt *Rana esculenta* nach Injektion von 1,5—3,0 mg eine mittelstarke Verdunklung, selbst wenn die Versuchstiere fast vollkommen trocken gehalten wurden.

Endlich wurde noch das Veratrin von Fuchs (45) bezüglich seiner koloratorischen Wirkung untersucht. Die meisten Tiere gingen sehr rasch zugrunde, doch konnten 2 Versuchstiere 180 Stunden beobachtet werden. Selbst bei geringen Dosen (0,2—1 mg) zeigte

Rana fusca nach einer vorübergehenden Aufhellung während des Exzitationsstadiums eine rasch einsetzende sehr intensive Dunklung. Dabei sind die Extremitäten, die Mundgegend und die Seiten des Schädels ganz tiefdunkel bzw. schwarz, während die Flanken etwas weniger dunkel erscheinen, der Rücken hat sich aber noch weniger verdunkelt, so daß die relativ hellere Färbung des Rückens direkt auffällt. Vielleicht handelt es sich um eine lokale Einwirkung, da die Injektionen stets in den Rückenlymphsack gemacht wurden. Nachdem der Kreislauf aufgehört hatte, ist noch immer starke Dunkelfärbung vorhanden; erst später tritt die postmortale Aufhellung ein, aber dabei ist die Farbe noch immer dunkler als vor Beginn des Versuches, wo die Tiere mitteldunkel waren. Ein Tier (mit 0,75 mg) zeigte keinen Stillstand des Kreislaufs, trotzdem zeigte das Tier sehr starke Verdunklung, selbst nach 24-stündigem Trockenhalten. Sogar 163 Stunden nach der Injektion war noch eine deutliche, wenn auch schwächere Verdunklung zu konstatieren. Ganz ähnlich verhält sich auch *Rana esculenta*. Große Dosen von Veratrin (0,2—0,4 mg) können das Eintreten der postmortalen Aufhellung verhindern, aber sie tritt auch bei noch höheren Dosen (0,7—1,0 mg) ein, wo die Tiere sehr hell waren, weil die Totenstarre schon nach kurzer Zeit sehr weit vorgeschritten ist.

Eine sehr starke Pigmentballung bewirkt das Adrenalin, denn Corona und Moroni (21) fanden bei *Rana esculenta* nach mehrmaliger Injektion wässerigen Nebennierenextraktes Hellwerden der Versuchstiere. Später hat Lieben (79) die aufhellende Wikung des Adrenalins an *Rana temporaria* genauer untersucht. Die Pigmentballung ist unabhängig von der durch das Adrenalin hervorgebrachten Kreislaufsveränderung; die Ballung beginnt 6 Minuten nach der Injektion und erreicht 15—20 Minuten nach der Injektion ihr Maximum, die Chromatophoren sind zu kleinen schwarzen Flecken geballt; nach $^3/_4$ Stunden ist die Adrenalinwirkung wieder vollständig abgeklungen. Auch lokales Aufpinseln einer Adrenalinlösung auf die Schwimmhaut ist in gleicher Weise wirksam; dagegen zeigen keine Adrenalinwirkung die Chromatophoren der Lungen. Da die Adrenalininjektion auch nach Ischiadicusdurchschneidung wirkt, so glaubt Lieben, die periphere Wirkung des Adrenalins bewiesen zu haben, doch ist dieser Beweis ein ungenügender, da Lieben die mit den Gefäßen verlaufenden koloratorischen Bahnen vollkommen übersehen hat. Ich habe schon bei der Wirkung des Nikotins darauf hingewiesen, daß die Nikotinreaktion vollständig derjenigen entspricht, welche die vom autonomen Nervensystem versorgten Organe zeigen; aber auch die Adrenalinwirkung stimmt damit vollkommen überein, da das Adrenalin auf diese Organe eine stark erregende Wirkung ausübt, so daß auch funktionell der Beweis erbracht ist, daß die Chromatophoren dem autonomen Nervensystem untergeordnet sind, was für die Beurteilung der physiologischen Funktion der Chromatophoren von wesentlicher Bedeutung ist (Fuchs, 47, 48).

Endlich hat Golovine (53) verschiedene Bakterientoxine bei *Rana esculenta* und *temporaria*, bei *Hyla* und *Triton* injiziert, doch scheinen hier keine sicheren eindeutigen Resultate vorzuliegen. Obgleich Golovine behauptet, alle Toxine hätten den gleichen Einfluß

auf die Chromatophoren, indem sie an der Injektionsstelle eine lokale Dunkelfärbung hervorbringen, vermochte ich doch diese Gesetzmäßigkeit aus den mitgeteilten Versuchen nicht zu erkennen.

6. Farbenveränderungen nach elektrischer und mechanischer Hautreizung.

Man hätte erwarten sollen, daß ein scheinbar so einfacher Versuch, wie die direkte elektrische Hautreizung, unbedingt übereinstimmende Resultate liefern müßte, aber das ist durchaus nicht der Fall. Die ersten Untersucher, v. Wittich (129, 130), Harless (58), Hering (60), fanden bei tetanischer Hautreizung von *Rana esculenta* eine Aufhellung, es traten gelbe Flecken oder Streifen auf, die eine Zeitlang erhalten bleiben. Später kehrt die vor der Reizung vorhandene dunkle Färbung wieder zurück. Die Ballung des Pigmentes nach Tetanisieren der Haut haben später auch Bimmermann (11) sowie Êternod und Robert (33) beobachtet. Dagegen haben L. Meyer (90), Busch (16), sowie Ehrmann (31) keinen Erfolg der direkten Hautreizung konstatieren können. Meyerson (91) beschränkt sich auf die Angabe, daß die Epidermischromatophoren auf elektrische Reize nicht reagieren. Auch Lister (82) hatte zuerst angegeben, daß bei Fröschen (*Rana temporaria*) die elektrische (faradische) Reizung der Haut keinen Erfolg hat, in der folgenden Abhandlung (Lister, 83) erwähnt er aber, daß die galvanische Reizung nur scheinbar keinen Erfolg habe, in Wirklichkeit würden die Chromatophoren in dem gerade vorhandenen Ballungszustande gelähmt, so daß sie sich weder expandieren noch kontrahieren können. Endlich hat Hermann (61) an Froschlarven keine koloratorischen Wirkungen des galvanischen Stromes erkennen können. Da die Versuchsanordnungen meist sehr mangelhaft beschrieben sind, so ist es schwer, ein Urteil darüber zu gewinnen, wodurch die Wirkungslosigkeit der elektrischen Reizung bedingt sein konnte. Aber bei einem Teil der Versuche, wie z. B. bei Ehrmann (31), lag es wohl daran, daß bereits stark aufgehellte Tiere der elektrischen Reizung unterworfen wurden, so daß keine weitere Ballung eintrat. Wenn dann gar noch der geballte Zustand als der Ruhezustand und die Expansion als aktives Aussenden der Fortsätze oder des Pigmentes angesehen wurde (Ehrmann, 31; Lister, 82, 83), so ist es klar, daß diese Autoren höchstens von einer Lähmung sprechen, da sie die Ballung als solche auffassen.

In letzter Zeit hat Winkler (128) neuerlich direkte Hautreizungen an *Rana esculenta* und *Hyla arborea* angestellt, welche ein verschiedenes Verhalten der Chromatophoren ergaben, je nachdem der faradische oder galvanische Strom zur Reizung verwendet wurde. Bei galvanischer Reizung isolierter Hautstücke von *Hyla* trat eine Expansion des Pigmentes in den Melanophoren ein, die nach Aufhören des Reizes wieder verschwindet. Bei faradischer Reizung „lockert sich das Gefüge der mit gelben Körnchen erfüllten Zellen, die Zellen stehen weiter auseinander. Die schwarzen Pigmentfäden über den Zellen sind nicht zu sehen, das Pigment hat sich offenbar zurückgezogen[1]." Soweit ich aus dieser Beschreibung

1) Von mir gesperrt.

mir ein Urteil bilden kann, handelt es sich also um eine Pigmentretraktion in den Melanophoren; davon, welches die Veränderungen der gelben Zellen eigentlich sind, kann ich mir keine klare Vorstellung machen, da ich nicht weiß, was unter „Lockerung des Gefüges" zu verstehen ist. Haben die gelben Zellen sich verkleinert, da sie weiter auseinanderstehen, oder haben sie Fortsätze eingezogen, oder sind sie aktiv auseinandergerückt?!

Reizt man die Unterseite isolierter Hautstücke galvanisch, so tritt, falls ich Winkler recht verstanden habe, gleichfalls Pigmentexpansion auf, bei faradischer Reizung Retraktion. Reizung mit Röntgenstrahlen führt zu einer Pigmentballung.

Nach gröberen mechanischen Insulten, lokalem Druck oder Kneifen mit einer Pincette, oder an den Schnitträndern einer Wunde, werden die Frösche hell, es entstehen z. B. bei *Rana esculenta* längere Zeit sichtbare gelbe Stellen (v. Wittich, 129, 131; Hering, 60; Lister, 82, 83; Fuchs, 45; Êternod und Robert, 33); dagegen tritt bei *Polypedates Reinwardtii* nach leichtem Kratzen mit einer Nadel eine Verdunklung der Haut ein (Siedlecki, 110).

Viel wesentlicher und interessanter als diese groben lokalen Wirkungen sind aber die Färbungsreflexe, die durch Tastempfindungen von der normal innervierten Haut ausgelöst werden. Leydig (74) hatte beobachtet, daß eine vorher in Moos eingepackte *Hyla* dunkelgrün bis schwarz geworden war; wurde nun in das Gefäß ein frisch grünender Zweig gesetzt, so färben sich die Tiere hell und nach dem Abwelken des Zweiges wieder dunkel. Leydig deutete diesen auffälligen Farbenwechsel als eine ausgesprochene Farbenanpassung. Die wahre Natur dieses Färbungsreflexes hat erst Biedermann (10) aufgeklärt. Da der Versuch an geblendeten Tieren ebenfalls gelingt, und auch künstliche Blätter die gleiche Färbung hervorrufen, so kann natürlich von einer Farbenanpassung keine Rede sein. Da ferner das Ergebnis des Versuches vollkommen unabhängig ist von der Temperatur, so bleibt als einzige Reizquelle die Berührungsempfindung übrig. Doch ist die Aufhellung keine einfache direkte mechanische Reizung der Hautchromatophoren, sondern es handelt sich um einen komplizierten Färbungsreflex, zu dessen Zustandekommen das im Sehhügel gelegene Kolorationszentrum unbedingt notwendig ist. Nach Zerstörung dieses Zentrums tritt der beschriebene Reflex nicht mehr ein, dagegen ändert Ischiadicusdurchschneidung nichts an dem Zustandekommen des Reflexes. Hellgrüne Exemplare von *Hyla* werden rasch dunkel, wenn sie in einem Glas gehalten werden, dessen Boden und Wände mit Filz oder mit einem feinmaschigen Drahtnetz überzogen sind. Bringt man nun einen beblätterten Zweig in das Glas, so werden die Tiere sofort wieder hellgrün. Biedermann erklärt den Vorgang folgendermaßen: Rauhe, unebene Flächen, welche den Haftscheiben von *Hyla* eine nur unvollkommene Anheftung gestatten, bewirken ein Dunkelwerden, glatte Flächen dagegen eine helle oder grüne Färbung. Den experimentellen Beweis für die Richtigkeit dieser Deutung hat Biedermann dadurch erbracht, daß er bei *Hyla* an allen vier Extremitäten die Nerven durchschnitt und die Tiere dadurch anästhetisch machte, worauf die Tiere dunkel wurden. Es handelt sich hier um ganz analoge Färbungsreflexe, wie sie Steinach an

Cephalopoden (siehe diese) beschrieben hat, wo sie von den Saugnäpfen aus vermittelt werden.

Bei *Rana temporaria* und *esculenta* scheinen nach BIEDERMANNS (10) Erfahrungen, die ich auf Grund eigener Versuche bestätigen kann, die Tastempfindungen für die Färbung keine solche Bedeutung zu besitzen wie bei *Hyla*. Bei *Rana* wird die Färbung hauptsächlich durch die Temperatur und Feuchtigkeit bestimmt. Doch hat BIEDERMANN (10) auch bei *Rana temporaria* nach Durchschneidung sämtlicher Rückennerven und der Nerven aller vier Extremitäten eine dunkle Färbung gesehen, trotzdem die Tiere trocken gehalten wurden, wo beim normalen Tier eine Aufhellung eintritt. Allerdings zeigt dieser Versuch, daß der sonst mächtigste Faktor zur Aufhellung versagte, aber er ist bis zu einem gewissen Grade ein Widerspruch gegenüber der sonstigen Wirkungslosigkeit taktiler Reize bei Temporarien.

7. Der Einfluß des Nervensystems auf die Färbung.

a) Reizung und Durchschneidung peripherer Nerven.

Die elektrische Reizung peripherer Nerven, der Rückenhautnerven, sowie des Ischiadicus oder seiner Wurzeln ist nach den Beobachtungen der Mehrzahl der Forscher (v. WITTICH, 129; BIMMERMANN, 11; GOLTZ, 55; VULPIAN, 120; BIEDERMANN, 10; SOLLAUD, 111; FUCHS, 46; LIEBEN, 79) von einer Aufhellung der zugehörigen Hautbezirke gefolgt, die nach Aufhören der Reizung wieder der früheren Färbung Platz macht. Keine sichere Wirkung der Nervenreizung konnte HERING (60) beobachten, wogegen L. MEYER (90), EHRMANN (31) und MARCHESINI (86) Nervenreizungen absolut ohne Einfluß auf die Färbung finden. Bei diesen negativen Resultaten liegen zweifellos die gleichen Versuchsfehler vor, die bei den elektrischen Hautreizungen bereits erwähnt wurden, vor allem sind eben die Reizversuche vielfach an bereits hellen Fröschen angestellt worden, oder es sind die Nerven durch die Präparation bereits vor der elektrischen Reizung stark erregt worden, da auch mechanische Reizung der Nerven aufhellend wirkt (BIMMERMANN, 11; FUCHS, 46).

Wie sehr der vor der Reizung schon bestehende Ballungszustand der Chromatophoren den Erfolg der Nervenreizung beeinflußt, zeigt die Beobachtung von BIEDERMANN (10), daß bei grün gefärbten Laubfröschen die Ischiadicusreizung keinen Erfolg hatte, während schwarze Tiere ein Grünwerden des gereizten Beines zeigten.

Die Nervenreizung mit dem konstanten Strom führt ebenso wie die mit Wechselströmen zur Ballung, aber der konstante Strom ist nach BIMMERMANN (11) schwächer wirksam als der faradische. GOLTZ (55) glaubte, die Nervenreizung veranlasse nur indirekt durch Verengerung der Gefäße die Ballung der Chromatophoren, aber davon kann keine Rede sein, da an amputierten dunklen Schenkeln durch Reizung des Ischiadicus gleichfalls Aufhellung zu erzielen ist (BIMMERMANN, 11). Endlich hat BIMMERMANN auch durch Einwirkung von konzentrierter Kochsalzlösung auf den Nervus ischiadicus Aufhellung des Beines gesehen. Merkwürdigerweise erwähnt er, daß die Schwimmhautmelanophoren auf Ischiadicusreizung

keine Aenderung der Ballung erkennen lassen. Das ist unbedingt ein Irrtum, denn sowohl Fuchs (46) als auch Lieben (79) haben sie zweifellos beobachtet. Wahrscheinlich hat Bimmermann zufällig eine Stelle beobachtet, wo die Schwimmhautmelanophoren in der Reaktion stark nachhinkten oder nicht reagierten, worauf ich bereits früher (Fuchs, 45) ausführlich hingewiesen habe.

Die Angaben über die koloratorische Wirkung der Nervendurchschneidung wechseln bei den verschiedenen Autoren ganz außerordentlich. Es rührt das zweifellos davon her, daß sich die Mehrzahl der Experimentatoren über den vor der Operation gerade bestehenden Ballungszustand keine genügende Rechenschaft gegeben haben, und die Tiere unter ganz verschiedenen äußeren Bedingungen operiert und nach der Operation beobachtet haben; denn meist werden über Temperatur, Feuchtigkeit, Helligkeit, sowie eventuelle Nebenverletzungen (Gefäßzerreißungen) oder Veränderungen des Kreislaufes keine Angaben gemacht, obwohl solche natürlich dringend notwendig wären zur Beurteilung der Versuchsergebnisse.

Die ersten Nervendurchschneidungen führte Axmann (4) an Fröschen aus und fand nach Durchschneidung des Plexus ischiadicus (lumbosacralis), sowie Durchschneidung der Nervenwurzeln zwischen Ramus communicans und Spinalwurzeln ein Erblassen der zugehörigen Hautbezirke, dagegen hat die Durchschneidung der vorderen und hinteren Wurzeln keinen Erfolg. Da in allen Fällen starke Hautödeme mit Zerreißlichkeit der Haut auftraten, so sind in der Haut offenbar starke entzündliche Veränderungen vorhanden gewesen, so daß Axmanns Versuche für die Frage der Färbungsveränderung nach Nervendurchschneidung unbrauchbar sind. Eine Aufhellung nach Nervendurchschneidung haben gesehen v. Wittich (129) nach Durchschneidung des Plexus ischiadicus, Virchow (119), Ehrmann (26, 31) nach Durchschneidung der Rückenhautnerven und des Nervus ischiadicus, Goltz (55) nach Durchschneidung der Rückenhautnerven. Da manche Autoren auch angeben, daß die Aufhellung nur eine kurz vorübergehende war, so hat wohl auch die Reizung des Nervenstumpfes infolge der Durchschneidung, sowie die Wundreizung selbst einen sehr wesentlichen Teil an dem Zustandekommen dieser Aufhellung.

Eine deutliche Verdunklung der Haut nach Nervendurchschneidung wurde von Lister (82) an *Rana fusca* beobachtet. Wurden die vorderen und hinteren Wurzeln für eine Extremität durchschnitten, so trat eine vorübergehende Aufhellung ein, aber schon nach 9 Stunden oder am zweiten Tage war das Bein dunkler als der übrige Körper. Ein gleiches tritt ein, wenn der Stamm des Nervus ischiadicus durchschnitten wurde. Lister modifizierte die Operation in mannigfacher Weise, aber immer mit dem gleichen Resultat, daß einige Zeit nach der Nervendurchschneidung eine Verdunklung der Extremität auftrat. Ja er konnte sogar zeigen, daß bei einem solchen Tier, das sich in der Sonne aufhellte, das operierte Bein dunkler war als der übrige Körper.

Es sei hier noch erwähnt, daß Lister in den peripheren Nerven noch nicht die letzte Station der nervösen Bahn sieht, sondern nach seiner Meinung liegt in der Haut noch ein zerstreuter Ganglienapparat, den er direkt mit den in der Darmwand gelegenen Ganglien

vergleicht. Zu dieser Anschauung kam Lister dadurch, daß an amputierten Extremitäten selbst 10 Tage lang noch Erscheinungen der Pigmentexpansion und -Retraktion zu beobachten waren, die allerdings nicht an allen Stellen gleichsinnig waren. Offenbar handelt es sich in Listers Beobachtungen um langsam sich abspielende Absterbeerscheinungen der überlebenden Chromatophoren, die uns aber nicht berechtigen, eine Wirkung dieser bisher unauffindbaren Ganglien anzunehmen. Lister war zu seiner irrigen Hypothese dadurch gezwungen worden, weil er sich vorstellte, daß die Expansion durch innere Zellkräfte aktiv, aber ständig erzeugt werde und nur durch den Einfluß des Nervensystems gehemmt werde. Jede Retraktion setzt demgemäß eine Hemmung der expandierenden Kräfte voraus, und eine solche Hemmung könnte natürlich an amputierten Extremitäten nur durch einen peripheren Ganglienapparat erzeugt werden.

Eine Dunkelung nach Ischiadicusdurchschneidung haben ferner beobachtet Vulpian (120), Bimmermann (11), Steinach (113) und Lieben (79). Aber schon Bimmermann hat erkannt, daß die bei *Hyla* nach der Nervendurchschneidung eintretende Verdunklung nicht einer absoluten Reaktionslosigkeit gegenüber koloratorischen Reizen entspricht, denn das gelähmte Bein hellt sich im Licht auf und wird in der Dunkelheit wieder dunkel; außerdem hatte Bimmermann beobachtet, daß die nach der Operation auftretende Dunkelheit kein bleibender Zustand ist, denn einige Tage nach der Ischiadicusdurchschneidung zeigt das operierte Bein kaum noch einen Unterschied gegenüber dem normal innervierten. Trotz dieser Beobachtungen hat Bimmermann aber nicht den richtigen Schluß gezogen, daß außer dem Ischiadicus noch andere koloratorische Bahnen vorhanden sein müssen, die erst von Biedermann (10) als die mit den Gefäßen verlaufenden Nerven aufgefunden wurden.

Auch Biedermann konnte nach Ischiadicusdurchschneidung nicht stets eine Dunklung der Extremität beobachten, aber er erkannte richtig, daß der Effekt durch die anderen koloratorisch wirksamen Faktoren verschleiert oder gar aufgehoben werden kann. Aber wenn man einer dunklen Temporarie einen Ischiadicus durchschneidet und dann das ganze Tier reizt, so tritt die reflektorische Aufhellung am ganzen übrigen Körper ein, aber nicht an der gelähmten Pfote, womit der Verlauf von koloratorischen Fasern im Ischiadicus gleichfalls erwiesen ist. Daß unter normalen Verhältnissen die im Ischiadicus verlaufenden Fasern für die Fortleitung der vom Zentralnervensystem ausgehenden Färbungsimpulse von wesentlicher Bedeutung sind, geht aus Versuchen von Carnot (17) hervor. Obwohl Carnot ebenso wie andere Autoren keine deutliche Farbenveränderung nach Ischiadicusdurchschneidung sehen konnte und auch koloratorische Reize an der gelähmten Extremität wirksam waren (Gefäßfasern), so gelang es ihm doch, zu zeigen, daß ein zwischen zwei Ligaturen amputierter Schenkel, der nur durch den unverletzten Nervus ischiadicus mit dem übrigen Tier noch zusammenhing, nach Injektion von salzsaurem Anilin und Amylnitrit gleich dem ganzen Tier die entsprechenden Farbenveränderungen zeigte. Daraus zieht Carnot aber den ganz ungerechtfertigten Schluß, daß im Ischiadicus getrennte expansorische und retraktorische Fasern für die Chromato-

phoren verlaufen. Außerdem hat auch Carnot gezeigt, daß zur Erhaltung der koloratorischen Effekte, die vom Zentralnervensystem ausgehen, die in den Gefäßscheiden verlaufenden Nervenfasern genügen.

b) Die koloratorischen Einflüsse des Zentralnervensystems.

Wie die Angaben über den Einfluß des pheripheren Nervensystems keine Uebereinstimmung der Autoren untereinander zeigen, ebensowenig sind auch die Angaben über das Rückenmark als koloratorisches Leitungs- und Zentralorgan übereinstimmend. Harless (58), der zuerst an *Hyla* das Rückenmark zerstörte, beobachtete ein fast augenblickliches Dunkelwerden der Tiere nach dieser Operation. Aber schon Lister (82) fand, daß zwar vom Rückenmark ein Einfluß zur Ballung des Pigmentes ausgehe, aber es ist nicht der einzige Ort, der diesen Einfluß ausübt; und Leydig (74) erwähnt, daß *Hyla* nach der Zerstörung des Rückenmarkes erst dunkel, später aber hell werde. Ein Dunkeln nach Zerstörung des Rückenmarkes hat auch Bimmermann (11) beobachtet, ebenso Biedermann (10), nach dessen Versuchen der Zerstörung selbst eine vorübergehende starke Aufhellung folgt, an die sich das erwähnte Dunkelwerden anschließt.

Die Folgen der Rückenmarksdurchschneidungen werden von den verschiedenen Untersuchern gleichfalls sehr verschieden beschrieben. Offenbar hängt das wohl damit zusammen, daß der Ort der Durchschneidungen von Bedeutung ist, und die bei der Operation am Zentralnervensystem eingetretenen Nachwirkungen und Nebenverletzungen nicht immer richtig gewürdigt worden sind. Hering (60) sah nach Rückenmarksdurchschneidung hinter dem Abgang der Nerven für die vordere Extremität eine Dunklung der hinteren Körperhälfte eintreten, und ebenso hat auch Vulpian (120) an Fröschen eine allgemeine Lähmung der Pigmentzellen des ganzen Körpers beobachtet, wenn das Rückenmark in der Nähe des Calamus durchschnitten wurde. Eines der so operierten Tiere lebte 2 Monate und zeigte dauernd eine dunkle Farbe, ein Farbenwechsel auf Feuchtigkeit war nicht mehr vorhanden; dagegen hat Vulpian eine nur unvollkommene Lähmung der Chromatophoren der hinteren Extremitäten beobachtet, wenn das Rückenmark am Ursprung der Lumbalnerven durchschnitten wurde. Daß eine Durchschneidung des Rückenmarkes im distalen Abschnitt bei hellen Temporarien nur eine vorübergehende Verdunklung herbeiführt, hat Biedermann (10) beobachtet, während bei *Hyla* die gleiche Operation keinen sicheren Erfolg ergab. Bei Temporarien sind demnach im Rückenmark nur untergeordnete Kolorationszentren vorhanden, während bei *Hyla* das Rückenmark einen noch geringeren Einfluß auf die Färbung ausübt. Bimmermann (11) hatte eigentlich genau das gleiche wie Biedermann beobachtet, denn auch er fand, daß bei *Rana esculenta* eine Durchschneidung des Rückenmarkes in der Höhe der vorderen Extremitäten keine Färbungsänderung, sowie keine Störung des Farbenwechsels der hinteren Körperhälfte bedingt, was auch von Carnot (17) bestätigt wird. Aber aus seinen Versuchen zieht Bimmermann gerade den gegenteiligen Schluß wie Biedermann, denn er behauptet, im ganzen Rückenmark liegen die

Färbungszentren, die den Farbenwechsel selbständig beherrschen, und die durch eine quere Durchschneidung nicht ausgeschaltet werden können, weil sie sich durch das ganze Rückenmark erstrecken. Nur nach Zerstörung der Zentren tritt Dunkelwerden auf. BIMMERMANN (11) hat jedenfalls übersehen, daß die von ihm beobachtete Dunklung nur eine vorübergehende war, sonst hätte er den Einfluß der Rückenmarkszentren nicht so hoch bewertet.

Endlich sind auch elektrische Reizungen des Rückenmarkes vorgenommen worden, wobei an Esculenten eine Aufhellung des ganzen Körpers beobachtet wurde (BIMMERMANN, 11; DUTARTRE, 23).

Aus allen diesen Versuchen geht hervor, daß die koloratorische Leitungsbahn zwar eine Strecke weit im Rückenmark verläuft, und daß, wenn überhaupt koloratorische Zentren im Rückenmark vorhanden sind, diese nur von untergeordneter Bedeutung sind.

Die Medulla oblongata ist nach den Versuchen BIEDERMANNS (10) kein wesentliches Zentralorgan für die Färbung, denn Abtragen des verlängerten Markes hat keine dauernden Färbungseffekte zur Folge. Immerhin muß auch dieser Teil des Zentralnervensystems zum mindesten in die koloratorischen Bahnen eingeschaltet sein, denn schon v. WITTICH (129) fand nach elektrischer Reizung der Medulla oblongata Aufhellung des ganzen Tieres, das nach einer vorausgegangenen Dekapitation dunkel geworden war. Neuerdings hat CARNOT (17) angegeben, daß nach Durchschneidung der Medulla (bulbe) der Frosch eine dunkle Farbe zeigt, im übrigen aber auf alle koloratorischen Reize in normaler Weise reagiert. SOLLAUD (111) verlegt in die hinteren Partien des Bulbus (Medulla oblongata) das Erregungszentrum für die Chromatophoren, von dem aus ein konstanter Tonus auf die Chromatophoren ausgeübt wird. Leider lassen sich SOLLAUDS Angaben nicht beurteilen, da der Autor sich nur damit begnügt hat, die Resultate seiner Untersuchungen zu veröffentlichen, ohne auch nur einen einzigen Versuch anzuführen. Jedenfalls muß man sich nach den sorgfältigen Beobachtungen BIEDERMANNS (10) gegen SOLLAUDS (111) Angaben sehr skeptisch verhalten.

Polypedates, der ja manche Abweichung im koloratorischen Verhalten gegenüber *Hyla* und *Rana* zeigt, soll nach Abtragung der Medulla oblongata hell werden (SIEDLECKI, 110).

Ueber die koloratorische Wirkung des Kleinhirns liegt nur eine einzige Angabe von GOLTZ (54) vor, der an Fröschen nach Entfernung des Kleinhirns bei Schonung aller übrigen Nervenzentra bereits einige Minuten nach der Operation eine auffallende Buntscheckigkeit der Haut auftreten sah, indem unregelmäßig angeordnete helle Flecken auftreten. Nach einiger Zeit verschwindet aber die Buntscheckigkeit wieder. Durch die Exstirpation des Kleinhirns sollen nach GOLTZ gewisse Nerven gereizt werden, welche „auf die Zusammenziehung der Pigmentzellen Einfluß haben“. Verletzung anderer Gehirnabschnitte hat nach GOLTZ keine Veränderung der Färbung zur Folge. Es ist wohl anzunehmen, daß es sich in den Versuchen von GOLTZ um eine unbeabsichtigte Reizung der Sehhügel

handelt, wodurch eine vorübergehende fleckenweise Aufhellung vielleicht möglich ist.

Das Hauptfärbungszentrum der Frösche (*Hyla* und *Rana*) ist nach den Untersuchungen von Steiner (114) und Biedermann (10) im Zwischenhirn, besonders in den Thalami optici gelegen. Steiner (114) sah nach einem Schnitt, „welcher die Sehhügel von den Vierhügeln“ (gemeint ist wohl das Corpus bigeminum) trennt, und Durchführen des Schnittes bis auf den Boden der Schädelhöhle, wobei der Nervus opticus mitdurchschnitten wird, nach etwa 2 Stunden eine starke Dunkelfärbung eintreten, die bis zum Tode anhält, wie lange auch der Frosch leben mag. Ebenso bewirkt ein transversaler Schnitt an der Grenze des vorderen Drittels der beiden Zweihügel dauernde Dunkelfärbung, während ein gleicher Schnitt zwischen mittlerem und hinterem Drittel häufig, aber nicht immer, Dunkelfärbung zur Folge hat. Biedermann (10) fand nach Zerstörung der Sehhügel bei *Hyla* die Tiere tief glänzend schwarz gefärbt, sie zeigen keinen reflektorischen Farbenwechsel, nur das direkte Sonnenlicht wirkt deutlich aufhellend; auf direkte Reizung des Ischiadicus tritt jedoch Aufhellung ein. Ganz analog verhält sich auch *Rana temporaria*. Die Sehhügel sind nach Biedermann ein tonisches Hauptzentrum für die Melanophoren. Bei *Rana temporaria* finden sich allerdings untergeordnete Zentren außerdem noch in den tieferen Teilen des Gehirns und Rückenmarkes. Die von den Sehhügeln ausgehenden Einflüsse werden durch die mit den Gefäßen verlaufenden Nerven zu den Chromatophoren geleitet. Von den koloratorischen Reizen wirkt nun nach Biedermanns Beobachtungen die Austrocknung durch Vermittelung der Sehhügel, weil nach Sehhügeldurchschneidung die Austrocknung nicht mehr aufhellend wirkt, ebenso kommt der Reflex nach dem Hinzubringen von grünen Blättern zum dunklen Tier nicht mehr zustande.

Immerhin scheint mir auch eine andere Erklärung der Erscheinungen möglich zu sein, daß nämlich durch den Schnitt die im Mittelhirn gelegenen Hemmungszentren erregt werden, so daß die nun vorhandene starke Hemmung den Eintritt der normalen koloratorischen Reflexe verhindert, so daß die Tiere eine maximale Expansion der Melanophoren zeigen. Aehnliche Anschauungen äußert auch Sollaud (111), der die Hemmungszentren für die Chromatophoren des Frosches zwischen Thalami optici und Lobi optici lokalisiert, weil eine starke Reizung dieser Stelle ein starkes Dunkelwerden des Tieres hervorruft. Bemerkenswert scheint auch die Angabe Siedleckis (110), daß bei *Polypedates Reinwardtii* die Männchen, welche eine lebhaftere Färbung und einen intensiveren Farbenwechsel als die Weibchen haben, auch viel stärker entwickelte Lobi optici besitzen als die Weibchen.

Das Großhirn scheint kein koloratorisches Zentralorgan der Amphibien zu sein. Genaue Untersuchungen darüber liegen meines Wissens aber nicht vor, nur Carnot (17) bemerkt ausdrücklich, daß Abtragung des Gehirns keine Farbenveränderung hervorruft. Trotzdem können natürlich eine Reihe koloratorischer Reflexe vom Großhirn aus beeinflußt werden bzw. der Anstoß zur Reaktion gegeben werden. So haben ja eine ganze Reihe von Autoren angegeben, daß psychische Erregung eine Aufhellung hervorruft

(v. Wittich, 129; Hering, 60; Leydig, 74; Werner, 124; Biedermann, 10). Allerdings lassen sich bei den meisten dieser Angaben mechanische Reizungen oder andere Reize nicht mit Sicherheit ausschließen. Jedenfalls ist es beachtenswert, daß nach Biedermann (10) Frösche bei Fluchtbewegungen eine Aufhellung zeigen. Aber Werners (124) Beobachtungen lehren doch, daß der Einfluß psychischer Erregungen von früheren Autoren viel zu hoch angeschlagen wurde, denn nach Werner erzeugt Schreck und Angst bei Fröschen und Kröten keine Farbenveränderung, da diese Amphibien keine Farbenveränderungen zeigen, wenn sie von Schlangen gefressen werden.

c) Die koloratorische Funktion des Sympathicus (autonomes Nervensystem).

Während Axmann (4) keine Wirkung der Durchschneidung der Rami communicantes auf die Färbung nachweisen konnte, so schien doch die Exstirpation der letzten 8—10 Ganglien des Grenzstranges von einem Erblassen der Haut begleitet zu sein. Da aber in Axmanns Versuchen die Tiere stark geschädigt waren, wie das Auftreten der starken Oedeme zeigt, so konnten aus Axmanns Beobachtungen keine weiteren Schlüsse gezogen werden. Obgleich L. Meyer (90) angab, daß nach der Durchschneidung der zum Ischiadicus ziehenden Rami communicantes am Frosch eine Verlangsamung und Verminderung der aufhellenden Wirkung des Lichtes auf der operierten Seite zu konstatieren sei, so wurden genauere Untersuchungen über die koloratorische Funktion des Sympathicus erst von Vulpian (120) angestellt, der fand, daß eine Ausrottung des Ganglion cervicale nach einer kurzen Aufhellung eine von der Blutzirkulation unabhängige Verdunklung auf der operierten Körperseite erzeugt. Auch die Durchschneidung der Rami communicantes der Bauchganglien führt nach einer vorübergehenden Aufhellung zu einer Dunkelfärbung der entsprechenden zugehörigen Hautbezirke, wobei an diesem Effekt nichts geändert wird, ob das Gehirn und die vorderen Rückenmarksabschnitte intakt oder zerstört sind. Vulpians (120) Versuche wurden durch Dutartre (23) noch weiter ausgebaut. Dutartre fand, daß nach einer Rückenmarksdurchschneidung oberhalb des Ursprunges der Lumbalnerven eine elektrische Reizung der Medulla auch an den hinter der Durchschneidungsstelle gelegenen Hautpartien die gleiche Aufhellung hervorbrachte wie an den vorderen Körperpartien, dagegen blieben an dunklen Fröschen (*Rana esculenta*) die entsprechenden Körperpartien bei der Reizung der Medulla dunkel, wenn vorher den Tieren die zu den Spinalnerven gehenden Rami communicantes durchschnitten worden waren. Wurde ein Ramus communicans bei der Operation unverletzt gelassen, dann trat in diesem Hautgebiet genau so wie in den anderen intakten Hautbezirken bei der Reizung der Medulla eine Aufhellung ein. Ferner fand Dutartre, daß die nach Reizung eines zentralen Ischiadicusstumpfes auftretende allgemeine Aufhellung des Beines ausblieb, wenn vor der Reizung die sympathischen Fasern des Plexus lumbalis durchschnitten worden waren. Dutartre geht so weit, daß er alle koloratorischen Effekte, wie immer sie auch hervorgerufen waren, als nur durch den Sympathicus bewirkte ansieht. Wenn auch

diese Versuche den Einfluß des Sympathicus auf die Färbung unzweideutig zeigten, so war es doch erst Biedermann (10) vorbehalten, den Weg der sympathischen Fasern zu den Hautbezirken genauer zu verfolgen. Zunächst fand Biedermann allerdings, daß eine Durchschneidung des Sympathicus in der Bauchhöhle bei *Hyla* keinen Erfolg hat, während *Rana temporaria* nicht ganz regelmäßig eine Dunkelfärbung der Haut nach dieser Operation erkennen läßt. Da auch eine vollständige Durchschneidung aller Weichteile einer Extremität mit Ausnahme der Gefäße bei *Hyla* keine Dunkelfärbung der so isolierten Extremität hervorbrachte und auch bei *Rana temporaria* nur manchmal eine Dunklung der Extremität zu beobachten war, so nahm Biedermann an, daß in der Gefäßwand selbst noch koloratorische Fasern verlaufen müssen. Den Beweis für die Richtigkeit seiner Anschauung erbrachte Biedermann auf folgende Weise. Wenn man ein so operiertes Tier durch Festhalten in der Hand stark aufhellt, dann nimmt auch das nur durch die Gefäße mit dem übrigen Körper zusammenhängende Bein an der allgemeinen Aufhellung teil. Aehnliche Versuche, aber mit chemischer Reizung, wurden auch von Carnot (17) angestellt. Hat man aber die in der Gefäßwand verlaufenden Nervenfasern durch lokale Hitzeeinwirkung (Berührung mit einem Gefäß, das siedendes Wasser enthält) abgetötet, dann tritt bei vorher aufgehellten Temporarien sofort ein Dunkelwerden des operierten Beines ein. Die Existenz dieser von Biedermann aufgefundenen koloratorischen Bahnen ist der Grund, warum nach alleiniger Ausschaltung der spinalen Kolorationsnerven der Farbenwechsel noch erhalten bleibt, worauf bereits früher mehrfach hingewiesen wurde.

Ueber den Verlauf der koloratorischen Bahnen hat Sollaud (111) die nachfolgenden Angaben gemacht, deren Wert sich nicht beurteilen läßt, da Sollaud sich nur auf die Mitteilung seiner Versuchsergebnisse beschränkt. Die koloratorischen Nerven sind, wie bereits Carnot (17) angenommen hat, in zwei Arten zu scheiden, nämlich die exzitatorischen und die hemmenden. Die Exzitationsfasern verlassen beim Frosch das Rückenmark in der Höhe des Plexus brachialis und gehen auf jeder Seite in den Grenzstrang des Sympathicus über; die Fasern für den Kopf verlaufen im Grenzstrang bis zum Ganglion Gasseri, verlaufen dann innerhalb der Schädelhöhle mit dem Trigeminus, mit welchem Nerven sie auch in ihr Innervationsgebiet gelangen. Die für den übrigen Körper bestimmten Exzitationsfasern ziehen nach ihrem Eintritt in den Grenzstrang in ihm kaudalwärts und treten durch die Rami communicantes in die einzelnen Spinalnerven über, in welchen sie zu ihrem Ausbreitungsbezirk gelangen. Diese Angabe Sollauds würde also auch für den Frosch einen ganz ähnlichen Verlauf der Kolorationsfasern ergeben, wie er besonders durch die Untersuchungen von v. Frisch für die Fische (s. diese) ermittelt worden ist. Wenn Sollauds Angaben richtig sind, dann wäre es auch verständlich, warum quere Durchschneidungen des Rückenmarkes hinter dem Austritt der koloratorischen Fasern keine Farbenveränderung des Tieres hervorzubringen vermögen. Da wohl der Austritt der Fasern nicht ganz genau innerhalb eines Segmentes erfolgen dürfte, wie es bei den Fischen auch der Fall ist, so würden sich damit auch die wechselnden Erfolge der Rückenmarksdurchschneidungen der verschiedenen Autoren

erklären, weil die Schnitte offenbar in verschiedenen Höhen ausgeführt wurden und deshalb einen größeren oder kleineren Teil der Kolorationsfasern trafen, oder sie überhaupt nicht mehr durchtrennt wurden.

Die hemmenden Fasern verlassen nach SOLLAUD das Gehirn durch den Trigeminus und gelangen an das Ganglion Gasseri; die zum Kopfe gehenden ziehen im Trigeminus weiter. Die für den übrigen Körper bestimmten Hemmungsfasern steigen im Sympathicus nach abwärts, verlassen ihn aber bald, um die Gefäßwand in der Gegend des Aortensystemes zu erreichen und gelangen mit den Gefäßen nach den Hautbezirken. Die Existenz dieser Fasern wurde von SOLLAUD in der Wand der Arteria iliaca nachgewiesen, wo die Fasern durch Hitze (analog wie BIEDERMANN) oder Zerquetschen des Gefäßes abgetötet wurden. Daß die in den Gefäßwänden verlaufenden Fasern hemmende sein sollen, stimmt nicht mit den Ergebnissen der Versuche von BIEDERMANN (10) und CARNOT (17) überein, die bei alleinigem Erhaltenbleiben der Gefäßfasern einen vollkommenen reflektorischen Farbenwechsel beobachten konnten. Wäre SOLLAUDS Angabe richtig, dann wäre die Pigmentballung ein Hemmungsvorgang, was gleichbedeutend wäre mit einer Rückkehr zur längstverlassenen LISTERschen (82) Lehre, daß das Nervensystem nur eine Hemmung der in der Zelle stets wirksamen expansorischen Kräfte herbeiführt. Jedenfalls ist es notwendig und auch lohnend, von neuem die koloratorischen Bahnen und Zentren der Amphibien zu studieren, da hier noch viele Lücken zu schließen sind. Aber es wird vor allem nötig sein, sich nicht auf „den Frosch" zu beschränken, sondern die verschiedensten Anuren und Urodelen zu untersuchen, zumal bis jetzt die Urodelen nach dieser Richtung hin noch niemals untersucht worden sind.

Als Schluß der Ausführungen über die koloratorischen Wirkungen des Nervensystemes seien noch einige kurze Bemerkungen über den vom Nervensystem auf die Chromatophoren ausgeübten Tonus angeführt.

Daß eine tonische Beeinflussung der Chromatophoren durch das Nervensystem stattfindet, hat wohl LISTER (82) mit seiner Hemmungstheorie angenommen, obwohl er selbst das Wort Tonus nicht gebraucht. Von den späteren Autoren ist mit dem Begriff des Tonus vielfach teils direkt, teils zwischen den Zeilen gearbeitet worden, ohne daß aber die Tonusfrage experimentell in Angriff genommen worden wäre. Erst BIEDERMANN (10) hat versucht, die Tonuszentren aufzusuchen. Doch scheinen damit diese Fragen noch keineswegs geklärt zu sein. BIEDERMANN verlegt die Tonuszentren in das Gehirn. Obzwar eine genauere Angabe des Ortes direkt nicht gemacht wird, so nehme ich doch an, daß BIEDERMANN wohl die Sehhügel als ihren Sitz ansieht. Aber auch im Rückenmark selbst sind untergeordnete Zentren, weil nach der Durchtrennung der Medulla oblongata durch Strychnininjektionen eine starke Aufhellung herbeigeführt wird. Die infolge der Strychnininjektion eingetretene Aufhellung kann meiner Meinung nach noch nicht die Existenz spinaler Tonuszentren beweisen, denn wir können noch nicht erkennen, ob in BIEDERMANNS Versuchen die Aufhellung nicht vom Gehirnzentrum ausgegangen ist und auf der sympathischen Bahn außerhalb des Rückenmarkes weitergeleitet worden ist; ferner ist durch den Strychninversuch auch nicht entschieden, ob es sich nicht

nur um eine Irradiation reflektorisch wirksamer Reize handelt. Sollaud (111) nimmt gleichfalls einen ständigen Chromatophorentonus an, der von einem im hinteren Teile der Medulla oblongata (Bulbe) liegenden Zentrum ausgehen soll.

8. Beeinflussung des Farbenwechsels durch die Augen.

Um den Einfluß der Augen auf den Farbenwechsel zu ermitteln, wurden Enukleationen der Augen, Opticusdurchschneidungen, sowie Verätzungen der Augen mit Silbernitrat ausgeführt. Daß bei solchen eingreifenden Operationen häufig langdauernde Reizerscheinungen an der Operationsstelle und deren Umgebung (Mittelhirn!) den Einfluß der eigentlichen Blendung verdeckt haben, ist zweifellos von den Autoren übersehen worden, welche nach der Blendung eine starke Aufhellung beschrieben haben, wie es Carnot (17) tat. Dazu kommt noch, daß solche Tiere infolge der ständigen Reizung wahrscheinlich eine starke Ueberempfindlichkeit gegen alle anderen Reize aufweisen, wodurch dann mannigfaltige Unregelmäßigkeiten der koloratorischen Reaktionen eintreten. Ferner kommt noch hinzu, daß verschiedene Autoren den Einfluß der übrigen koloratorischen Reize (Temperatur, Feuchtigkeit) ganz übersahen und alle Reaktionen nur als Lichtreaktionen deuteten. Das ist z. B. in den Versuchen von Fubini (44) sicherlich der Fall, wo bei Fröschen die Augen geätzt worden waren, die Tiere selbst aber in feuchtes Filtrierpapier eingewickelt wurden. Entsprechend der Feuchtigkeitswirkung fand denn auch Fubini 40 Minuten nach der Operation die Schwimmhautmelanophoren maximal expandiert, und ein gleiches war auch der Fall, wenn bei den in nassem Filtrierpapier eingewickelten sehenden Fröschen durch eine Linse konzentriertes direktes Sonnenlicht ins Auge geworfen wurde. Diese Expansionen haben natürlich nichts mit der Einwirkung der Augen auf die Färbung zu tun, welche Fubini irrtümlich aus seinen Versuchen ableitet. Wahrscheinlich liegt der gleiche Versuchsfehler (Feuchtigkeit) auch bei den Versuchen Éternods und Roberts (33) vor, die gleichfalls als Folge der Blendung eine dauernde Expansion der Schwimmhautchromatophoren konstatiert haben.

Lister (82), welcher die ersten Blendungsversuche an Fröschen anstellte, hatte die unmittelbar nach der Operation auftretende Hellfärbung ganz richtig als Effekt der Reizung infolge des chirurgischen Eingriffes erkannt; dagegen tritt später eine Dunkelfärbung ein, die auf den Wegfall der Augen bezogen wird. Aber die weiteren Versuche, aus denen Lister folgert, daß das Licht seine Wirkung auf die Chromatophoren nur durch die Augen ausübe, sind keineswegs beweisend für diese Anschauung. Ein geblendetes dunkles Tier wurde beim Einfangen mit der Hand hell; wurde das Tier dann sich selbst überlassen, so war es in hellem Lichte „kohlschwarz“ geworden.

Wurden sehende Tiere mit dunklen Kopfkappen versehen, dann konnte in einigen Fällen eine Verdunklung des Versuchstieres am Licht beobachtet werden. Auch Bimmermanns (11) Versuch, daß Blendung bei *Hyla* die direkte Lichtreaktion nicht ändert, ist nicht beweisend, da er die Tiere mit einer dunklen Glasglocke bedeckte, so daß sie in einer feuchten kohlensäurereichen Atmosphäre sich befanden;

die im Versuche beobachtete Verdunklung konnte ebensogut durch die Feuchtigkeit und Kohlensäurewirkung hervorgebracht sein, wie durch das Fehlen der Lichteinwirkung direkt auf die Chromatophoren.

Sowohl DUTARTRE (23), BIEDERMANN (10) als auch STEINACH (113) haben gefunden, daß geblendete Tiere einen vollkommen normalen Farbenwechsel zeigen, so daß dem Auge bei *Hyla*, *Rana temporaria* und *esculenta* nur eine sehr geringe Bedeutung für den Farbenwechsel zuerkannt werden muß. Nur insofern konnte DUTARTRE (23) einen Unterschied in der Lichtreaktion der geblendeten Tiere gegenüber normalen erkennen, als bei den ersteren eine deutliche verschieden lange dauernde Verzögerung der Lichtreaktion eintrat. Im Durchschnitt reagierten blinde Tiere erst $1/2$ Stunde später als sehende Kontrolltiere.

Eine höchst merkwürdige Farbenreaktion hat CARNOT (17) nach Blendung am Frosch beschrieben. Das geblendete Versuchstier zeigte 2 Tage lang Aufhellung und Fehlen jedes Farbenwechsels, am dritten Tage wurde es in der Sonne dunkel und im Schatten hell, zeigte also ein umgekehrtes Verhalten als das sehende Kontrolltier; am zehnten Tage nach der Operation beginnt die normale Lichtreaktion beim geblendeten Tier allmählich wieder einzutreten. CARNOT deutet die Erscheinungen so, daß nach Wegfall der Augen das Licht auf die Hautnerven einwirkte, diese zunächst aber für Lichtreize unempfindlich seien, weshalb die Reaktion auf Licht ganz fehle, dann folgt eine Zeit, wo die Hautnerven bereits für Licht erregbar geworden sind, das Tier aber infolge der ungewohnten Erregung falsch reagiert, bis es endlich auch diese Lichterregungen der Hautnerven richtig zu deuten vermag und dann normal reagiert, wie früher mit den Augen. Diese Deutung CARNOTS scheint mir zum mindesten sehr problematisch. Das anfängliche Fehlen der Lichtreaktionen bei Aufhellung des Tieres ist wohl eine Reizung von der Operationsstelle aus. Die umgekehrte Reaktion hängt wohl auch mit den Reizungen von der Wunde aus zusammen, wenn sie wirklich regelmäßig vorhanden und nicht bloß ein Zufall war. Als die Wundreizung vorüber war, dann reagierte das Tier normal, wie es eben die anderen Autoren auch gesehen haben.

Während bei den bisher untersuchten ausgewachsenen Fröschen (*Hyla*, *Rana esculenta* und *temporaria*) der Einfluß der Augen auf den Farbenwechsel nur eine untergeordnete Bedeutung hat, spielen die Augen bei dem während des Larvenlebens sich abspielenden Farbenwechsel eine bedeutende Rolle, wie die Untersuchungen von BABÁK (5, 6, 8) an *Amblystoma*-Larven gelehrt haben. In den frühesten Entwicklungsstadien zeigen die Larven von einer gewissen Zeit an eine deutliche Reaktion auf Licht, indem die Tiere am Licht dunkel werden und in der Dunkelheit sich aufhellen. Exstirpiert man zu der Zeit, wo dieser Farbenwechsel deutlich geworden ist, die Augen, so tritt keine Veränderung im Verhalten der Tiere gegenüber dem Licht ein, die Augen sind demnach zu dieser Zeit an dem Farbenwechsel noch unbeteiligt. Nach BABÁKS Meinung wirkt das Licht direkt auf die Chromatophoren ohne Vermittlung des Nervensystems. Wenn auch BABÁKS Meinung von der direkten Lichtwirkung auf die Chromatophoren nicht strikte bewiesen ist, wie ich früher (p. 1515) ausgeführt

habe, so ist doch so viel sicher, daß die Augen noch keinen Einfluß auf den Farbenwechsel der ganz jungen *Amblystoma*-Larven haben.

Dieser Zustand ist aber kein bleibender; je älter die Tiere werden, um so deutlicher wird allmählich die Beeinflussung des Farbenwechsels durch die Augen, indem sich das Verhalten der Larven bei Belichtung und Verdunklung geradezu umkehrt. So zeigen Tiere von etwa 17 mm Länge im Licht eine vollkommene Aufhellung und nehmen im Dunkeln eine dunkle Färbung an. Werden nun diese Tiere geblendet, dann tritt das ursprüngliche Verhalten der Tiere gegenüber dem Licht wieder hervor, indem die geblendeten Tiere wieder im Dunkeln hell gefärbt sind und am Licht eine dunkle Färbung zeigen. Diese Beeinflussung des Farbenwechsels bleibt bei *Amblystoma* während der ganzen Larvenzeit bestehen, wenn auch bei älteren Tieren der Farbenwechsel geringer ist als bei jüngeren und beim erwachsenen Geschlechtstier wieder die direkte Chromatophorenreaktion hervortritt.

Aber zwischen den indirekten durch das Auge vermittelten und den direkten Einwirkungen des Lichtes auf die Färbung lassen sich doch gewisse charakteristische Unterschiede auffinden. Die bei sehenden Tieren sich abspielenden Farbenveränderungen verlaufen viel rascher als bei blinden Tieren. Es ist das eine Bestätigung der von Fuchs an Cephalopoden (siehe diese) gemachten Erfahrung, wo nach einseitiger Mantelnervendurchschneidung die Lichtwirkung auf der normalinnervierten Seite früher eintritt, als auf der vom Gehirn nicht mehr beeinflußten. Aber nicht nur die Geschwindigkeit der Reaktion ändert sich nach der Blendung, sondern auch ihr Umfang, indem sehende Axolotln einen geringeren Farbenwechsel haben als geblendete Tiere. Geblendete Tiere werden im Dunkeln extrem aufgehellt, durchscheinend strohgelb oder braungelb und im Hellen extrem dunkel; sie sind pechschwarz und lassen die normale Fleckenzeichnung kaum noch erkennen. Solche extremen Farbenveränderungen sind an sehenden Tieren niemals, auch nicht bei langer Einwirkung von Hell oder Dunkel zu erkennen, so daß wir sagen müssen, die Augen verhindern die maximale Expansion oder Retraktion des Pigmentes.

Babák hat auch die Lichtreaktion an Larven von *Rana fusca* und *esculenta*, sowie *Hyla* untersucht. Bei etwa 15 mm langen geblendeten Larven von *Rana fusca* trat nach 14-tägiger Einwirkung des Lichtes eine tiefdunkle ja sogar schwarze Färbung auf. Werden einige dieser Larven im Dunkeln gehalten, so tritt keine wesentliche Veränderung der dunklen Färbung auf. Daraus schließt Babák, daß in diesen Versuchen bereits der Einfluß der Augen vorhanden ist, da dieses Ergebnis an *Rana fusca* „durchwegs mit den an *Amblystoma*-Larven gemachten Erfahrungen übereinstimmt“. Zu meinem großen Bedauern muß ich aber konstatieren, daß ich keine vollkommene Uebereinstimmung finden kann. Ich nehme an, daß die Froschlarven vor der Blendung im Lichte hell waren, und erst nach der Blendung dunkel wurden, was Babák zu erwähnen wohl vergessen hat; dann kann ich Babák wohl zustimmen, daß die Blendung eine Verdunklung im Lichte erzeugt, wie bei *Amblystoma*-Larven, bei denen die Augen bereits einen Einfluß auf die Färbung erlangt haben. Aber solche *Amblystoma*-Larven werden nach der Blendung im

Dunkeln ganz hell, und das tun die Larven von *Rana fusca* nicht nach der Beschreibung, die Babák von dem Versuch gibt. Und darum muß ich die völlige Uebereinstimmung des Verhaltens der beiden Larvenarten bestreiten, womit auch der Schluß, den Babák aus diesem Versuch zieht, mir nicht mehr genügend gestützt erscheint. Auch die von Babák beschriebenen Beobachtungen über die Wirkung der Blendung an 30 mm langen Larven von *Bombinator igneus* muß ich als sehr unsichere bezeichnen, da nur eine nicht immer vorhandene mäßige Verdunklung im Lichte vorhanden ist. Wie diese Tiere sich in der Dunkelheit verhalten, ist überhaupt nicht angegeben. Bei *Hyla* hat Babák selbst angegeben, daß „die Versuche an Augen ohne bestimmten Erfolg“ waren. Die Versuche an Larven von *Rana esculenta* haben gleichfalls keine gut übereinstimmenden Resultate gegeben, da Babák selbst anführt: „Die individuellen Abweichungen sind hier also sehr groß.“ Ich kann nach diesen Ergebnissen der Blendungsversuche an Anurenlarven Babáks Schlußfolgerung, daß bei Anurenlarven eine gleiche Beeinflussung des Farbenwechsels durch die Augen wie bei *Amblystoma*-Larven stattfinde, nur mit allergrößter Reserve wiedergeben. Später verliert sich aber auch bei diesen Tieren der Einfluß der Augen, wie die Versuche an vollkommen metamorphosierten und ausgewachsenen Tieren ergeben haben.

Die Wirkung, welche die Netzhäute auf den Farbenwechsel ausüben, wird durch das Zentralnervensystem vermittelt, welches „die Chromatophoren der *Amblystoma*-Larven in beiden Phasen ihrer Bewegungen — sowohl bei ihrer Ausbreitung als auch bei der Zusammenballung“ beherrscht. „Den Netzhäuten muß man zweierlei entgegengesetzte Beeinflussung des Zentralnervensystems zusprechen, je nachdem dieselben beleuchtet oder verdunkelt werden. Die verdunkelten Netzhäute wirken ebenfalls positiv, d. h. bewegungslösend auf die Chromatophoren ein, wie die durch das Licht gereizten Netzhäute, aber in entgegengerichtetem Sinne. Die Vernichtung der Netzhäute hat ganz verschiedene Folgen als ihre Verdunklung, oder anders gesagt: die Netzhäute sind auch bei völligem Lichtabschluß tätig, und zwar in entgegengesetzter Richtung als bei starker Beleuchtung.“ (Babák, 5.) Diese beiden einander entgegengesetzten Bewegungsphasen der Chromatophoren sollen durch „zwei tonische Innervationsarten“ der Chromatophoren bedingt sein. „Die Chromatophorenausbreitungsinnervation entspringt den verdunkelten Netzhäuten und ist zuweilen so stark, daß sie die Tendenz der gleichfalls verdunkelten Chromatophoren, sich extrem zu ballen, überwindet und Verdunklung der Haut hervorruft; die Chromatophorenzusammenballungsinnervation entspringt den beleuchteten Netzhäuten und ist zuweilen so stark, daß sie die Tendenz der gleichfalls beleuchteten Chromatophoren, sich extrem auszubreiten, überwindet und Erbleichung der Haut bewirkt.“

Ich habe die Babáksche Erklärung der Vorgänge deshalb im Wortlaut angeführt, weil ich mich ihr nicht anschließen möchte und zwar aus folgenden Gründen. Nach Babáks Ansicht ist die Expansion ebenso ein aktiver Vorgang innerhalb der Zelle wie die Retraktion des Pigmentes. Demnach wäre der Ruhezustand der Zelle

der der mittleren Pigmentballung. Das wäre wohl möglich, aber was wir bis jetzt über die Pigmentverteilung in der vollkommen ruhenden Zelle wissen, spricht gegen diese Auffassung, denn wir können heute als den Zustand der ruhenden Zelle nur die Expansion betrachten. Einen Zustand mittlerer Ballung nehmen wir bloß als Folge eines tonischen Erregungszustandes der Zellen an, gleichgültig woher der Tonus stammt. Dann entspricht aber die Expansion einer Tonusverminderung, die Retraktion einer Tonusvermehrung. Eine Tonusverminderung kann meiner Meinung nach nur ein Hemmungsvorgang sein, aber Babák lehnt ausdrücklich die Hemmungswirkung ab, denn nach Babáks Auffassung erfolgt vom Gehirn aus ein aktiver Expansionstonus- und ein davon vollkommen getrennter aktiver Retraktionstonusimpuls. Da ich daran festhalte, daß die Expansion der Pigmentzelle der ruhende Zustand ist, und bisher alle direkten Reize, wie lokale Lichteinwirkungen, Reizung einzelner Zellen auch bei Larven (Hertel, 62) eine Retraktion des Pigmentes ergeben haben, so kann unmöglich das Licht primär eine aktive Expansion der Chromatophoren hervorrufen, die von den Augen in das Gegenteil verwandelt wird, und nach Wegfall der Augen wieder in Erscheinung tritt. Wäre Babáks Meinung richtig, dann müßten isolierte Hautstücke durch Belichtung dunkel werden. Aus den vorliegenden Beobachtungen ist aber nur das Gegenteil bekannt, nämlich Aufhellung nach Belichtung. Man könnte zu einer neuen Hilfshypothese Zuflucht nehmen, die aber durch keine Beweise gestützt ist, nämlich die embryonale Zelle reagiere auch an ausgeschnittenen Hautstücken umgekehrt wie später. Es wird also die Entscheidung dieser Frage von größter Bedeutung sein. Aber ich vermute, daß sie nicht im Sinne der Babákschen Erklärung ausfallen wird, wie auf Grund der Hertelschen Versuche mit großer Wahrscheinlichkeit vorhergesagt werden kann. Es muß also eine Erklärung vor allem dafür gefunden werden, warum das Licht bei ganz jungen sehenden *Amblystoma*-Larven eine Expansion des Pigmentes hervorruft. Darin liegt der Schlüssel der ganzen Fragestellung, deren Lösung wohl möglich erscheint, wenn wir an die Ergebnisse der Belichtungsversuche an geblendeten Pfrillen (v. Frisch, s. Fische) uns erinnern. Wahrscheinlich handelt es sich auch bei *Amblystoma* um die Wirkung eines noch funktionierenden Parietalorgans, das ebenso wie bei Pfrillen bei seiner Belichtung eine vollkommene Dunkelfärbung des ganzen Körpers hervorruft. Diese Frage muß in erster Linie experimentell geprüft werden. Ist meine Vermutung richtig, dann fällt die ganze gekünstelte Erklärung Babáks zusammen. Denn dann brauchen wir keinen tonischen aktiven Ausbreitungsimpuls mehr, dann kommen wir damit aus, nur die Retraktion des Pigmentes als aktive Phase der Zelltätigkeit anzusehen. Das Parietalorgan würde dann als Hemmungszentrum wirken, wie ich gelegentlich der Analyse der v. Frischschen Versuche bereits ausgeführt habe.

Die ganzen Erscheinungen wären auf Grund meiner Hypothese folgendermaßen zu erklären. Durch die Lebensprozesse entstehen Substanzen, welche auf die Chromatophoren ballend wirken, vielleicht sind es Produkte der inneren Sekretion. Sind die jungen Larven von allen äußeren Reizen abgeschlossen, dann wird unter der Ein-

wirkung dieser Stoffwechselprodukte die Pigmentretraktion eintreten, weshalb die Tiere im Dunkeln hell sind. Wirkt nun ein Lichtreiz auf das Parietalorgan, dann wird durch starke Erregung dieses Organes eine Hemmung der endogen bedingten Pigmentballung herbeigeführt, die Chromatophoren expandieren, die Tiere werden im Lichte dunkel. Allmählich tritt der Einfluß der Augen hinzu; die Erregung der Netzhaut (Belichtung) bedingt eine Ballung des Pigmentes. In dem Maße, wie die Augen das Uebergewicht im Sinnesleben der Tiere erlangen, werden die von ihnen ausgehenden Erregungen immer stärker und überwinden die hemmende Wirkung des Parietalorgans. Fällt dann der Einfluß der Augen infolge von Blendung weg, so ist wieder das Parietalorgan in voller Wirksamkeit, die geblendeten Tiere werden im Licht dunkel, genau so wie sehende Tiere im Dunkeln dunkel sind, weil auch nach Aufhören der Erregung der Netzhaut der tonische Hemmungseinfluß des Parietalorgans weiterbesteht. Ob nun alle Larven ein funktionierendes Parietalorgan haben, und ob die Funktion mit der fortschreitenden Entwicklung abnimmt, was wahrscheinlich ist, wird die experimentelle Prüfung meiner Hypothese lehren. Damit würde sich auch leicht verstehen lassen, warum bei ausgewachsenen Tieren die Augen keinen besonderen Einfluß auf den Farbenwechsel haben. Denn wenn die Augen nur den Einfluß des Parietalorgans überwinden, dann muß nach Erlöschen seiner Funktion natürlich auch die Wirkung der Augen eine geringere werden, da dann der Hauptantagonist der Augen fehlt, der die Expansion des Pigmentes veranlaßt. Ich glaube, daß diese Hypothese wesentliche Vorzüge gegenüber der von Babák vertretenen hat.

Babák (5) hat auch den Einfluß einseitiger Blendung bei *Amblystoma*-Larven untersucht. Solche Tiere zeigen ein wechselndes Verhalten, indem sie entweder die Lichtreaktion vollkommen normaler oder vollkommen geblendeter Tiere zeigen, doch sind die beobachteten Färbungsreaktionen niemals so intensiv wie bei doppelseitig geblendeten oder normal sehenden Tieren. Aus diesem wechselnden Verhalten der einseitig geblendeten Tiere geht hervor, daß eine Netzhaut allein keine genügend sichere Regulation der vom Auge bewirkten Färbungsreflexe vermittelt. Niemals konnte aber nach einseitiger Blendung ein halbseitiger Einfluß des Auges oder auch nur ein Ueberwiegen der Färbungserscheinungen auf der einen Körperhälfte konstatiert werden, die Einflüsse jeden Auges wirken durch Vermittlung des Gehirns auf beide Körperhälften.

9. Die koloratorische Wirkung des Untergrundes.

Als Schluß der Betrachtungen über den Farbenwechsel der Amphibien seien noch die Angaben über die koloratorische Wirkung des Untergrundes angeführt. Die wenigen in der Literatur vorliegenden Angaben sind aber nur sehr mangelhaft beschriebene Versuche, so daß es schwer wird, sie kritisch zu betrachten. Eine Anpassung der Farbe der Frösche an die Farbe bzw. Helligkeit des Untergrundes soll nach Dutartre (23), Êternod und Robert (33) und Sollaud (111) vorhanden sein und vom Auge vermittelt werden, da sie bei geblendeten Fröschen fehlen soll. Es ist

höchst wahrscheinlich, daß es sich in den Experimenten der genannten Forscher um Irrtümer durch Nebenwirkungen anderer koloratorisch wirksamer Faktoren handelt, da ja bei ausgewachsenen Tieren die Augen nur eine geringe Rolle für den Farbenwechsel spielen. Siedlecki (110) hat denn auch bei *Polypedates Reinwardtii* keinen Einfluß des Untergrundes auf die Färbung des Versuchstieres feststellen können, denn es war auf hellem oder dunklem Grund immer gleich hell-blaugrün gefärbt. Dagegen hat Babák (5, 6, 8) bei *Amblystoma*-Larven zweifellos eine Beeinflussung der Tierfärbung durch die Helligkeit des Grundes gesehen, die eine ganz analoge ist wie bei den Fischen, indem die sehenden Tiere auf hellem Grunde eine maximale Retraktion der Chromatophoren zeigen, während sie auf dunklem Grund eine maximale Pigmentexpansion erkennen lassen. Diese durch den Untergrund bedingten Farbenveränderungen erfolgen sehr rasch, und um so rascher, je jünger die Tiere sind. Am schnellsten verläuft die Farbenänderung bei Tieren im Alter von 2 Wochen. Da diese Untergrundreaktion durch die Augen vermittelt wird, denn blinde Tiere zeigen sie nicht, so fehlt sie auch bei ganz jungen Tieren, bei welchen, wie früher gezeigt wurde, noch kein Einfluß der Augen auf den Farbenwechsel vorhanden ist. Daß der Untergrund besonders wirksam ist, geht daraus hervor, daß sehende Tiere auf schwarzem Untergrund merklich dunkler sind als geblendete Tiere auf weißem Grund, aber nach 2 Tagen sind beide Tiere gleich dunkel. Selbst im direkten Sonnenlicht wirkt ein schwarzer Grund bei sehenden Tieren intensiv verdunkelnd. Ebenso sind geblendete Tiere auf dunklem Grunde heller als normale Tiere auf weißem.

Die Versuche Babáks stimmen im großen und ganzen mit denen von Bauer an Crustaceen und von v. Frisch an Fischen angestellten überein, obgleich Babák keine Gesetzmäßigkeiten über die Wirkung der Belichtung oder Verdunklung der oberen und unteren Netzhauthälfte bisher ermitteln konnte.

Literatur.

(Amphibien.)

1. **Aeby, Chr.**, *Die Herkunft des Pigmentes im Epithel. Ctbl. f. d. med. Wiss., Jahrg. 23 (1885).*
2. **Ascherson**, *Ueber die Hautdrüsen der Frösche. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jahrg. 1840.*
3. **Asvadourova**, *Sur l'origine et la structure des cellules pigmentaires dans le foie des urodèles. Compt. rend. hebdom. des Séances et Mémoires de la Société de Biol. Paris, Année 1907, T. 1 (62 d. ganzen Reihe).*
4. **Axmann, Carl**, *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Physiologie des Ganglien-nervensystems des Menschen und der Wirbeltiere, Berlin 1853.*
5. **Babák, Edward**, *Zur chromatischen Hautfunktion der Amphibien. Ein Beitrag zur allgemeinen Physiologie der Nerventätigkeit. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 131 (1910).*
6. — *Ueber das Lebensgeschehen in den belichteten und verdunkelten Netzhäuten. Ztschr. f. Sinnesphysiol., Bd. 44 (1910).*
7. — *Ueber den Einfluß des Nervensystems auf die Pigmentbildung. Ctbl. f. Physiol., Bd. 25 (1912).*
8. — *Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Vermehrung der Hautchromatophoren. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 149 (1913).*
9. **v. Bedriaga, J.**, *Die Lurchfauna Europas. I. Anura, Froschlurche. Bull. de la Soc. Impériale des Naturalistes de Moscou, Année 1889, Nouvelle Série, T. 3.*

10. **Biedermann, W.**, *Ueber den Farbenwechsel der Frösche. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 51 (1892).*
11. **Bimmermann, E. H.**, *Ueber den Einfluß der Nerven auf die Pigmentzellen des Frosches. Inaug.-Diss. zur Erlangung d. med. Doktorwürde a. d. Kaiser Wilhelms-Univ. z. Straßburg i. E., 1878.*
12. **Bolau, Heinrich**, *Beitrag zur Kenntnis der Amphibienhaut. Inaug.-Diss. Göttingen, 1866.*
13. **Bresca, Giovanni**, *Experimentelle Untersuchungen über die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 29 (1910).*
14. **Bruch, C.**, *Beiträge zur Naturgeschichte und Klassifikation der nackten Amphibien. Würzburger Naturwiss. Ztschr., Bd. 3 (1862).*
15. **Brücke, Ernst**, *Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss. zu Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. 4 (1852).*
16. **Busch, W.**, *Phänomene aus dem Leben der Pigmentzellen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jahrg. 1865.*
17. **Carnot, Paul**, *Recherches sur le mécanisme de la pigmentation. Thèses présentées à la Faculté des Sc. de Paris, Série A No. 269, No. d'ordre 906, 1896.*
18. **v. Chauvin, Marie**, *Ueber die Verwandlung des mexikanischen Axolotls in Amblystoma. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 27 (1876).*
19. — *Die Art der Fortpflanzung des Proteus anguineus. Ebenda, Bd. 38 (1883).*
20. **Ciaccio, G. V.**, *Intorno alla minuta fabrica della pelle della Rana esculenta. Giornale di Sc. naturali ed economiche pubblicato per cura del Consiglio di perfezionamento ammesso al R. Istituto tecnico di Palermo, Vol. 2, Anno 2 (1866).*
21. **Corona, A.**, e **Moroni, A.**, *Contributo allo studio dell' estratto di capsule surrenali. La Riforma medica, Anno 14 (1898). (Zitiert nach van Rynberk, No. 105.)*
22. **Duméril, A.**, et **Bibron**, *Erpétologie général ou Histoire naturelle complète des Reptiles, T. 8, Paris 1841.*
23. **Dutartre, Abel**, *Sur les changements de couleur chez la Grenouille commune (Rana esculenta). Compt. rend. hebd. des Séances de l'Acad. des Sc. Paris, T. 111 (1890).*
24. **Eberth, C.**, *Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie der Froschhaut, Leipzig 1869. (Zit. nach Jarisch, No. 63 und Gaupp, No. 50.)*
25. — *und* **Bunge, Richard**, *Die Endigungen der Nerven in der Haut des Frosches. Anat. Hefte, Abt. 1, Arb. aus anat. Inst., Bd. 2 (1893).*
26. **Ehrmann, Salomon**, *Ueber Nervenendigungen in den Pigmentzellen der Froschhaut. Sitz.-ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. zu Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. 84, Abt. 3 (1881).*
27. — *Untersuchungen über die Physiologie und Pathologie des Hautpigmentes. Vierteljahresschrift f. Dermatol. u. Syphilis, Jahrg. 12 (1885).*
28. — *Idem. Ebenda, Jahrg. 13 (1886).*
29. — *Zur Physiologie der Pigmentzellen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 5, Literatur 1891.*
30. — *Zur Kenntnis von der Entwicklung und Wanderung des Pigmentes bei den Amphibien. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis, Jahrg. 24 (1892).*
31. — *Beitrag zur Physiologie der Pigmentzellen nach Versuchen am Farbenwechsel der Amphibien. Ebenda.*
32. — *Das melanotische Pigment und die pigmentbildenden Zellen des Menschen und der Wirbeltiere in ihrer Entwicklung nebst Bemerkungen über Blutbildung und Haarwechsel. Bibliotheca medica, Abt. D II Dermatologie u. Syphilidologie, Heft 6, 1896.*
33. **Êternod, A. C. F.**, et **Robert, A. Eug.**, *Les chromatocytes. Anatomie Physiologie. Verhandl. d. Anat. Ges. a. d. 22. Vers. Berlin, 1908.*
34. **Ewald, E.**, *und* **Krukenberg, C, Fr. W.**, *Ueber die Verbreitung des Guanin, besonders über sein Vorkommen in der Haut von Amphibien, Reptilien und von Petromyzon fluviatilis. Unters. a. d. Physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg, Bd. 4 (1882).*
35. **Ficalbi, E.**, *Ricerche sulla struttura minuta della pelle degli anfibi. (Pelle degli anuri della famiglia delle Hylidae.) Atti della R. Accad. Peloritana Messina, Anno 11 (1896—97). (Zit. nach van Rynberk, No. 105.)*
36. **Fischel, Alfred**, *Ueber Beeinflussung und Entwicklung des Pigmentes. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 47 (1896).*
37. — *Ueber Beeinflussung der Pigmentierung durch Wärme und Licht. Sitz.-ber. d. Dtschen. naturwiss.-med. Ver. f. Böhmen „Lotos" in Prag, Jahrg. 1896, N. F. Bd. 16, d. ganzen Reihe Bd. 44.*
38. — *Zur Pigmententwicklung. Anat. Anz., Bd. 12 (1896).*

39. **Fischel, Alfred,** *Zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. I. Zur Mechanik der Zellteilung. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 22 (1906).*
40. — *Zur Frage der Pigmentballung. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt., 1907.*
41. **Flemming, W.,** *Ueber die Teilung von Pigmentzellen und Capillarwandzellen. Ungleichzeitigkeit der Kernteilung und Zelltrennung. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 35 (1890).*
42. — *Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Pigmentierung der Salamanderlarve. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 48 (1897).*
43. — *Weitere Bemerkungen über den Einfluß von Licht und Temperatur auf die Färbung der Salamanderlarve. Ebenda.*
44. **Fubini, S.,** *Ueber den Einfluß des Auges auf einige Lebenserscheinungen. Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Tiere (von Moleschott), Bd. 11 (1876).*
45. **Fuchs, R. F.,** *Zur Physiologie der Pigmentzellen. Biol. Ctbl., Bd. 26 (1906).*
46. — *Physiologisches Praktikum für Mediziner, 2. Aufl., Wiesbaden 1912, p. 107.*
47. — *Die physiologische Funktion des Chromatophorensystemes als Organ der physikalischen Wärmeregulation der Poikilothermen. Sitz.-ber. der Phys.-mediz. Sozietät in Erlangen, Bd. 44 (1912).*
48. — *Die physiologische Funktion der Pigmentzellen. Die Naturwissenschaften, Jahrg. 1 (1913).*
49. **v. Fürth, Otto,** *und* **Schneider, Hugo,** *Ueber tierische Tyrosinasen und ihre Beziehungen zur Pigmentbildung. Beitr. zur chem. Physiol. u. Pathol., Bd. 1 (1902).*
50. **Gaupp, Ernst,** *Anatomie des Frosches von A. Ecker und R. Wiedersheim, 2. Aufl. von Ernst Gaupp, 3. Abt., 2. Hälfte, Lehre vom Integument und den Sinnesorganen, Braunschweig 1904.*
51. **Gegenbaur, Carl,** *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 1, Leipzig 1898.*
52. **Gloger, Constantin Lambert,** *Schlesiens Wirbeltier-Fauna, Breslau 1833.*
53. **Golovine, E.,** *Études sur les cellules pigmentaires des vertébrés. Ann. de l'Inst. Pasteur, T. 21 (1907).*
54. **Goltz, Friedrich,** *Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches, Berlin 1869.*
55. — *Einige neue Tatsachen über den Einfluß der Nerven auf vegetative Vorgänge im Tierkörper. Tageblatt der 44. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Rostock, 1871.*
56. **Haacke, Wilhelm,** *Ueber Wesen, Ursachen und Vererbung von Albinismus und Scheckung und über deren Bedeutung für vererbungstheoretische und entwicklungsmechanische Fragen. Biol. Ctbl., Bd. 15 (1895).*
57. **Haller, B.,** *Ueber das blaue Hochzeitskleid des Grasfrosches. Zool. Anz., Jahrg. 8 (1885).*
58. **Harless, E.,** *Ueber die Chromatophoren des Frosches. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 5 (1854).*
59. **Hensche, A.,** *Ueber die Drüsen und glatten Muskeln in der äußeren Haut von Rana temporaria. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 7 (1856).*
60. **Hering, Th.,** *und* **Hoyer,** *Ueber die Bewegungen der sternförmigen Pigmentzellen und die dadurch erzeugten Veränderungen in der Hautfarbe der Frösche. Ctbl. f. die mediz. Wiss., Jahrg. 7 (1869).*
61. **Hermann, L.,** *Weitere Untersuchungen über das Verhalten der Froschlarven im galvanischen Strome. Arch. f. die ges. Physiol. des Menschen u. der Tiere, Bd. 39 (1886).*
62. **Hertel, E.,** *Einiges über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 6 (1907).*
63. **Jarisch,** *Ueber die Anatomie und Entwicklung des Oberhautpigmentes beim Frosche. Arch. f. Dermatologie u. Syphilis, Jahrg. 23 (1891).*
64. — *Ueber die Bildung des Pigmentes in den Oberhautzellen. Ebenda, Jg. 24 (1892).*
65. **Kahn, R. H.,** *und* **Lieben, S.,** *Ueber die scheinbaren Gestaltveränderungen der Pigmentzellen. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. 1907.*
66. **Kammerer, Paul,** *Experimentelle Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit bei Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans) und Laubfrosch (Hyla arborea). Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen, Bd. 22 (1906).*
67. — *Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei Proteus anguineus Laur. (zugleich Vererbung erzwungener Farbenveränderungen. III. Mitteilung.) Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen, Bd. 33 (1912).*
68. **Knauer, Friedr.,** *Das Lebendiggebären bei Salamandra maculata Schr. und die Farbenveränderung bei den Jungen in der Zeit des Beginns bis zum Abschluß der Metamorphose. Zool. Anz., Jahrg. 1 (1878).*

69. **Kodis, Theodor**, *Epithel und Wanderzelle in der Haut des Froschlarvenschwanzes. Zur Physiologie des Epithels. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt., Suppl.-Bd., Jahrg. 1889.*
70. **Kölliker. A.**, *Histologische Studien an Batrachierlarven. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 43 (1886).*
71. **Krukenberg, C. Fr. W.**, *Vergleichend-physiologische Studien, 2. Reihe, 2. Abt. Die Hautfarbe der Amphibien. I. Mitteilung, Heidelberg 1882.*
72. **Leydig**, *Ueber die Molche (Salamandrina) der württembergischen Fauna. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 33, Bd. 1 (1867).*
73. — *Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Zugleich als Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Haut bei Amphibien und Reptilien. Verhandl. der Kaiserl. Leopoldino-Carolinischen deutschen Akad. der Naturforscher, Bd. 34 (1868). Novorum actorum Academiae caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae naturae curiosorum T. 34 (1868).*
74. — *Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 12 (1876).*
75. — *Die anuren Batrachier der deutschen Fauna, Bonn 1877.*
76. — *Ueber das Blau in der Farbe der Tiere. Zool. Anz., Jahrg. 8 (1885).*
77. — *Pigmente der Hautdecke und der Iris. Verhandl. d. Phys.-mediz. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. 22 (1889).*
78. — *Zum Integument niederer Wirbeltiere abermals. Biol. Ctbl., Bd. 12 (1892).*
79. **Lieben, Salomon**, *Ueber die Wirkung von Extrakten chromaffinen Gewebes (Adrenalin) auf die Pigmentzellen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 20, Literatur 1906.*
80. **List, Heinrich**, *Zur Herkunft des Pigmentes in der Oberhaut. Anat. Anz., Jahrg. 4 (1889).*
81. **List, Joseph Heinrich**, *Ueber die Herkunft des Pigmentes in der Oberhaut. Biol. Ctbl., Bd. 10 (1890—1891).*
82. **Lister, Joseph**, *On the cutaneous pigmentary system of the frog. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London, Year 1858, Vol. 148, Part 1.*
83. — *On the early stages of inflammation. Ebenda.*
84. **Magnan, A.**, *Extraction des pigments chez les Batraciens. Compt. rend. hebdomadaires des Séances de l'Acad. des Sciences Paris, T. 144 (1907).*
85. — *Propriétés des pigments chez les Batraciens. Ebenda.*
86. **Marchesini, Rinaldo**, *Sulla natura e funzione dei chromatofori della rana. Bollettino della Soc. zool. italiana, Ser. 2, Vol. 10, Anno 18 (1909).*
87. **Mayer, Sigmund**, *Beiträge zur Histologie und Physiologie des Epithels. „Lotos", Jahrb. f. Naturw., N. F. Bd. 12, der ganzen Reihe Bd. 40 (1892).*
88. **Merian, Louis**, *In welchem Sinne vermag Licht von verschiedenen Wellenlängen die Pigmentbildung im Froschlarvenschwanz zu beeinflussen? Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt., Jahrg. 1913.*
89. **Mertsching**, *Histologische Studien über Keratohyalin und Pigment. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med., Bd. 116 (1889).*
90. **Meyer, Lothar**, *Ueber die Abhängigkeit der Gefäße und der Pigmentzellen beim Frosch von dem Nerveneinfluß. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med., Bd. 6 (1854).*
91. **Meyerson, Siegfr.**, *Zur Pigmentfrage. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med., Bd. 118 (1889).*
92. **Müller, H.**, *Bewegungserscheinungen an ramifizierten Pigmentzellen in der Epidermis. Würzburger Naturwiss. Ztschr., Bd. 1 (1860).*
93. **Négre, L.**, *Morphologie des pigmentophores de la peau des vertébrés et leurs rapports avec les cellules épidermiques. Compt. rend. hebdomadaires des Séances et Mémoires de la Soc. de Biol. Paris. Année 1906 (58), T. 1.*
94. **Neumann, E.**, *Guaninkristalle in den Interferenzzellen der Amphibien. Virchows Arch. f. pathol. Anatomie u. Physiologie und für klin. Med., Bd. 196, F. 19, Bd. 6 (1909).*
95. **Nusbaum, Józef**, *Ueber die Verteilung der Pigmentkörnchen bei der Karyokinese. Anat. Anz., Jahrg. 8 (1893).*
96. **Ogneff, J. F.**, *Ueber die Veränderungen in den Chromatophoren bei Axolotln und Goldfischen bei dauernder Lichtentbehrung und Hungern. Anat. Anz., Bd. 32 (1908).*
97. **Pallas, P. S.**, *Spicilegia zoologica quibus novae imprimis et obscurae animalium species iconibus, descriptionibus atque commentariis illustrantur, Fasciculus VII, Berolini 1769.*
98. **Paulicki**, *Ueber die Haut des Axolotls. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 24 (1885).*

99. **Pouchet**, *Note sur la mutabilité de la coloration des Rainettes, et sur la structure microscopique de leur peau. Compt. rend. hebd. d. Séances d'Acad. des Sc. Paris, T. 26 (1848).*
100. — *Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. normales et pathol. de l'homme et des animaux, 1876.*
101. **Rabl, C.**, *Ueber die Prinzipien der Histologie. Verhandl. der Anat. Ges. auf der 3. Versammlung in Berlin 1889, Ergänzungsheft zum 4. Jahrg. 1889 des Anat. Anz.*
102. **Rabl, Hans**, *Ueber die Herkunft des Pigmentes in der Haut der Larven der urodelen Amphibien. Anat. Anz., Bd. 10 (1895).*
103. **Reinke, Friedrich**, *Zellstudien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 43 (1894).*
104. **Roesel von Rosenhof, Augustus Johannes**, *Historia naturalis ranarum nostratium in qua omnes earum proprietates, praesertim quae ad generationem ipsarum pertinent, fusius enarrantur, Norimbergae 1758.*
105. **van Rynberk, G.**, *Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sogenannte chromatische Hautfunktion). Ergeb. der Physiol., Jahrg. 5 (1906).*
106. **Schneider, Joan. Gottlob**, *Historiae Amphibiorum naturalis et literariae fasciculus primus continens Ranas, Calamitas, Bufones, Salamandras et Hydras in genera et species descriptos notisque suis distinctos, Jenae 1799.*
107. **Semper, Carl**, *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Bd. 39/40 der internat. wiss. Bibliothek, Leipzig 1880.*
108. **Schuberg, August**, *Untersuchungen über Zellverbindungen. 1. Teil. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 74 (1903).*
109. **Siebold, C. Th.**, *Zoologische Notizen. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 18, Bd. 1 (1852).*
110. **Siedlecki, M.**, *Zur Kenntnis des javanischen Flugfrosches. Biol. Ctbl., Bd. 29 (1909).*
111. **Sollaud, E.**, *Rôle du système nerveux dans les changements de coloration chez la grenouille. Compt. rend. hebd. des Séances de l'Acad. des Sc. Paris, T. 147 (1908).*
112. **Steenstrup**, *Beobachtungen über einige Amphibien Dänemarks. Amtlicher Ber. über die 24. Versammlung deutscher Naturf. u. Aerzte in Kiel, 1846.*
113. **Steinach, Eugen**, *Ueber Farbenwechsel bei niederen Wirbeltieren, bedingt durch direkte Wirkung des Lichtes auf die Pigmentzellen. Ctbl. f. Physiol., 1891.*
114. **Steiner, J.**, *Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns, Braunschweig 1885.*
115. **Stieda, Ludwig**, *Ueber den Bau der Haut des Frosches (Rana temporaria L.). Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jahrg. 1865.*
116. **Szczesny, O.**, *Beiträge zur Kenntnis der Textur der Froschhaut. Inaug.-Diss. Dorpat, 1867 (zit. nach van Rynberk No. 105).*
117. **Tornier, Gustav**, *Experimentelles über Erythrose und Albinismus der Kriechtierhaut. Sitz.-ber. der Ges. Naturforschender Freunde zu Berlin, Jahrg. 1907.*
118. — *Vorläufiges über experimentell erzielten Hautalbinismus bei Axolotl-Larven. Ebenda, Jahrg. 1908.*
119. **Virchow, Rud.**, *Chromatophoren beim Frosch. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. und f. klin. Med., Bd. 6 (1854).*
120. **Vulpian, A.**, *Leçons sur l'appareil vasomoteur. (Physiologie et Pathologie.) Rédigées et publiées par Carville, T. 1, Paris 1875.*
121. **Weber, Max**, *Anatomisches über Trichonisciden. Zugleich ein Beitrag zur Frage nach der Bedeutung der Chromatophoren, Pigmente und verzweigten Zellen der Hautdecke. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 19 (1881).*
122. **Weidenreich, Franz**, *Die Lokalisation des Pigmentes und ihre Bedeutung in Ontogenie und Phylogenie der Wirbeltiere. Ztschr. f. Morph. u. Anthropol., Sonderheft 2, 1912 (Sep.-Abdr.).*
123. **Weindl, Theodor**, *Pigmententstehung auf Grund vorgebildeter Tyrosinasen. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 23 (1907).*
124. **Werner, Franz**, *Ueber die Veränderung der Hautfarbe bei europäischen Batrachiern. Verhandl. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien, Jahrg. 1890, Bd. 40.*
125. — *Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbeltiere. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. d. Tiere, Bd. 6 (1892).*
126. — *Albinismus und Melanismus bei Reptilien und Amphibien. Verhandl. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien, Jahrg. 1893, Bd. 43.*

127. **Winkler, Ferdinand,** *Studien über Pigmentbildung. I. Die Bildung der verzweigten Pigmentzellen im Regenerate des Amphibienschwanzes. II. Transplantationsversuche an pigmentierter Haut. Arch. f Entw.-Mech. der Organismen-Bd. 29 (1910).*
128. — *Beobachtungen über die Bewegungen der Pigmentzellen. Arch. f. Dermatologie u. Syphilis, Bd. 100 (1910).*
129. *v.* **Wittich,** *Die grüne Farbe der Haut unserer Frösche, ihre physiologischen und pathologischen Veränderungen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jahrg. 1854.*
130. — *Entgegnung auf Herrn Harless' „Ueber die Chromatophoren des Frosches". Ebenda.*
131. — *Diskussion zum Vortrage von Goltz, dies. Literaturzerzeichnis No. 55. Tagebl. d. 44. Versamml. deutscher Naturf. u. Aerzte, Rostock 1871.*
132. **Zeller, Ernst,** *Ueber die Larve des Proteus anguineus. Zool. Anz., Jahrg. 11 (1888).*
133. **Zimmermann, K. W.,** *Ueber die Teilung der Pigmentzellen, speziell der verästelten intraepithelialen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 36 (1890).*

IV. Reptilien.

A. Einleitung.

Ueber die ältesten Schriftsteller, welche sich mit dem Farbenwechsel des Chamäleons beschäftigt haben, hat Brücke (14) in seiner klassischen Arbeit „Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons" berichtet und die betreffenden Stellen im Urtext veröffentlicht. Ich kann mich deshalb darauf beschränken, hier nur eine ganz kurze Uebersicht über die älteste Forschungsgeschichte zu geben, indem ich besonders auf die Brückesche Abhandlung verweise, der ich die wichtigsten Angaben über die Forschungen bis zum Beginne des 18. Jahrhunderts entnehme, während die Werke vom Jahre 1715 an, in welchem Jahre Antonio Vallisnieris Buch „Istoria del camaleonte affricano e di vari animali d'Italia" (105) erschienen ist, von mir im Original gelesen worden sind, soweit sie mir zugänglich waren.

Daß den Forschern des Altertums der Farbenwechsel des auch zur Mediterranfauna gehörigen Chamäleons nicht unbekannt war, erscheint nicht wunderbar, wenn man einmal die scharfe Beobachtungsgabe der alten Forscher sowie die Sinnfälligkeit des Vorganges in Erwägung zieht. So hat denn auch der Vater der Naturwissenschaften Aristoteles (1) bereits eine Erklärung des Farbenwechsels gegeben, die trotz ihrer Unrichtigkeit doch auf einer Reihe an sich richtiger Beobachtungen beruht. Aristoteles nahm an, daß die gewöhnliche Farbe des Chamäleons schwarz sei, weil er offenbar die Tiere im hellen Sonnenlicht beobachtete. Wenn das Tier sich aufbläht, was es häufig bei Erregung tut, so wird das Tier gelb, weshalb Aristoteles zu dem Irrtum kam, daß der Farbenwechsel durch das Aufblähen veranlaßt werde. Ferner hatte Aristoteles zweifellos richtig beobachtet, daß das Chamäleon beim Absterben hell wird. Sehr bald wurde auch psychischen Einflüssen eine große Bedeutung für den Farbenwechsel zuerkannt, wie es Theophrast (97) tat, welcher behauptete, das Chamäleon ändere seine Farben aus Furcht, Anschauungen, die sich bis in die neueste Zeit erhalten haben.

Obgleich Aristoteles die Farbenanpassung der Polypen an die Steine des Grundes erwähnt hatte (s. Cephalopoden p. 1233), so scheint er eine ähnliche Schutzfärbung für das Chamäleon nicht beobachtet zu haben, denn erst bei Antigonus Carystius (2) taucht zum erstenmal der Gedanke auf, daß das Chamäleon ähnlich wie die Polypen die Farben seiner Umgebung annehmen könne, so daß es schwer zu fangen sei; und ähnlich spricht sich auch Ovid (73) aus. Einen Schritt weiter geht Seneca (89), welcher nicht nur dem Zorn und der Leidenschaft einen Einfluß auf die Hautfärbung des Chamäleons zuschreibt, sondern auch der Feuchtigkeitsdurchtränkung der Haut, sowie der verschiedenen Beleuchtung, cutem suam variant humore suffuso, aut positione lucis, quam prout rectam vel obliquam receperunt ita colorantur.

Plinius (77) hat wohl nur die herrschenden Ansichten seiner Zeit wiedergegeben, ohne eigene Beobachtungen und eigene Ideen. Die Meinung, daß das Chamäleon die Farben seiner Umgebung annehme, blieb lange Jahrhunderte hindurch unbestritten, wie die Auffassung des Solinus (91) lehrt, der annahm, daß das Chamäleon von seiner Haut die Farben der umgebenden Gegenstände reflektiere. Selbst Baco (3), der nach Brückes Meinung seine Angaben über den Farbenwechsel des Chamäleons nicht auf eigene Beobachtungen stützen konnte, hielt noch an der alten Anschauung fest, daß das Chamäleon alle Farben seiner Umgebung wiedergibt.

Erst 11 Jahre nach Bacos Tode hat, wie Peter Gassendus (34) berichtet, Nicolaus Claudius Fabricius de Peiresc unbefangene Beobachtungen an lebenden Chamäleonen angestellt, welche die Unhaltbarkeit der noch von Baco vertretenen Meinung ergaben. Die Versuchstiere zeigten auf der der Sonne und dem Feuer zugekehrten Seite stets nur eine dunkle Farbe. Allerdings war es ein Irrtum, wenn de Peiresc glaubte, daß nur die Sonne und das Feuer eine Farbenveränderung hervorzurufen vermögen. Dadurch wird aber de Pereiscs großes Verdienst, die experimentelle Erforschung des Farbenwechsels angebahnt zu haben, nicht im mindesten geschmälert.

In der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts berichten einzelne Reisende über Beobachtungen, welche sie an freilebenden Chamäleonen in der Heimat der Tiere angestellt haben. Bartholin (4) beschreibt nach den Berichten Johannes Veslings, welcher in Aegypten lebende Chamäleonen gesehen hatte, zum erstenmal einen periodischen Farbenwechsel, indem die Tiere am Morgen und Abend grüne Färbung zeigten, am Nachmittag schwarz erscheinen; in der Nacht blaßt das Chamäleon ab und wird um Mitternacht weiß. Wie wenig aber Beobachtungen von de Pereisc und Vesling gewürdigt wurden, geht am besten daraus hervor, daß Goddart (38) fast 20 Jahre später den von ihm bei psychischen Erregungen oder Erwärmen eintretenden Farbenwechsel, wobei schwarze Flecken auftraten, dadurch erklärt, daß das Chamäleon mit seinen Hauthöckern die Farben der Umgebung wie mit Spiegeln reflektiert und diese Farben mit der Eigenfarbe der Haut mischt; das ist eine vollkommene Rückkehr zur Lehre des Plinius bzw. seines Vorgängers Antigonus. Um die Lehre von der Farbenanpassung des Chamäleons zu widerlegen, setzte de Moncony (69) seine Versuchstiere, die er in ihrer Heimat gewöhnlich grün gefärbt fand, auf ein weißes Papier und be-

leuchtete die Tiere mit einer Kerze, worauf sie eine schwarze Färbung annahmen, was de Moncony allein auf die Wirkung der Beleuchtung bezieht. Wird ein am Licht dunkel gewordenes Tier wieder in den Schatten zurückgebracht, dann wird es wieder grün. Daß aber außer dem Licht auch noch andere Faktoren für die Färbung mitbestimmend sind, geht aus der Beobachtung de Monconys hervor, daß die Tiere in der Sonne grün werden, wenn sie sich auf trockener Erde ohne Gras befinden, dagegen im Zimmer bei Beleuchtung dunkel werden. Es läßt sich natürlich nicht angeben, worauf die Verschiedenartigkeit der Reaktion in den Versuchen von de Moncony beruht, aber wir werden später sehen, daß bei gleichzeitiger Temperatur- und Lichteinwirkung z. B. bei *Phrynosoma* (Parker, 74) die Farbenreaktion des Lichtes durch die Temperatureinflüsse kompensiert werden kann. Andererseits könnte man auch daran denken, daß andere sekundäre Erregungen, z. B. Tasteindrücke oder Feuchtigkeitseinflüsse, die Lichtwirkung modifiziert haben. Daß die Dunkelheit eine aufhellende Wirkung hat, zeigt de Moncony durch Einsperren der Tiere in einen Schrank, oder durch Halten der Tiere am Busen. Allerdings sind im letzteren Falle wieder ganz komplizierte Versuchsbedingungen vorhanden, welche die Verwertung der Beobachtungen unmöglich machen. Auf Grund aller seiner Versuche kommt de Moncony zu dem Ergebnis, daß beim Chamäleon von einer Farbenanpassung an die Farbe der Umgebung keine Rede sein könne, Gelb, Grün und Schwarz seien die einzigen Farben, welche das Tier annehmen kann.

Am Ende des 17. Jahrhunderts berichtet Perrault (76) über die Versuche, welche die Pariser Akademie über den Farbenwechsel des Chamäleons anstellen ließ. Sie ergaben, daß die Tiere bei Besonnung dunkel werden, wobei dunkle Flecke auf der Schulter und den vorderen Extremitäten entstehen; nach Aufhören der Besonnung werden die Tiere wieder blaß. Ferner tritt helle Färbung auf beim Einwickeln der Tiere in ein weißes Leinen, zur Nachtzeit, sowie nach dem Tode. Dagegen werden die Tiere dunkel, wenn sie unter einem Mantel gehalten werden. Diese Dunkelfärbung wird als Einfluß der Erwärmung angesehen, während daß Blaßwerden unter einem weißen Linnen als Kältewirkung gedeutet wird. Wenn auch diese Bemerkungen über die Temperaturwirkungen auf den Farbenwechsel keineswegs zutreffend sind, so ist doch vor allem wesentlich, daß auch Perrault die alte Lehre, das Chamäleon könne die Farben seiner Umgebung annehmen, mit aller Bestimmtheit zurückweist. Weniger glücklich, aber um so phantasiereicher ist die Erklärung der Ursachen bzw. des Mechanismus des Farbenwechsels. Der Farbenwechsel soll dadurch zustande kommen, daß die Galle unter die dünne Lage der Schuppen tritt, wodurch eine Gelbfärbung entsteht; das Grün kommt zustande, wenn die Schuppenlage dichter ist und ihre eigene bläuliche Farbe zum Grün der Galle sich beimengt. Bei Aufregung gelangt eine schwarze verbrannte Flüssigkeit, welche sich im Blut befindet, unter die Haut und bildet die braunen Flecke, welche das Chamäleon zeigt, wenn es sich ärgert. Wenn die Flüssigkeit aus der Haut verschwindet, dann wird das Tier wieder hell, weil die einzelnen Schuppen der Höckerchen getrennt sind, ebenso wie eine trockene menschliche Epidermis weiß

wird, oder wie die mit Mehl bestreute Haut, oder die Haut bei der Pityriasis.

Eine große Menge interessanter Einzelheiten über den Farbenwechsel des Chamäleons hat Antonio Vallisnieri (105) in seinem etwas umständlich geschriebenen Buche „Istoria del camaleonte Affricano, e di vari animali d Italia“ (Venezia 1715) veröffentlicht. Zweifellos hat Brücke (14) nur jenen Teil der Arbeit Vallisnieris herausgehoben, der die vollkommen unrichtige und unklare Erklärung des Farbenwechsels enthält, ohne die zahlreichen guten Beobachtungen Vallisnieris zu verzeichnen. Ein wesentliches Verdienst des alten italienischen Forschers ist es gleich de Moncony, dessen Arbeit er auch ausführlich erwähnt, die alte Lehre von der Farbenanpassung der Chamäleonen auf Grund von Versuchen neuerdings zurückzuweisen. Es wurden sowohl schlafende als wache Tiere auf verschiedenfarbige Tücher gesetzt, ohne daß dabei die geringste Farbenanpassung zu beobachten war. Ja, in einem Fall wurden Tiere, welche vorher in der Sonne dunkel geworden waren, dann, nachdem sie auf ein schwarzes Tuch gesetzt worden waren, wieder hell, während in de Monconys Versuchen (69) ein Tier, das auf einem weißen Blatt Papier sich befand, im Kerzenlicht dunkel wurde. Wieso van Rynberk (81) bei Besprechung dieser Beobachtungen auf Bauers Versuche an *Idotesa* (siehe Crustaceen p. 1360) über die Wirkung eines hellen und dunklen Untergrundes hinweisen kann, ist mir ganz unverständlich, da doch sehende Tiere in den Versuchen Bauers auf dunklem Grunde dunkel und auf hellem Grunde hell werden. Hier besteht gerade das gegenteilige Verhalten wie in den Versuchen Bauers. Ich glaube, daß Vallisnieri selbst die richtige Vermutung ausgesprochen hat, indem er sagt: „Die Farben, welche de Moncony beobachtet hat, sind verschieden von den meinen, das hängt aber von der Kälte ab, in welcher ich sie beobachtet habe.“ Vallisnieris Beobachtungen fanden nämlich im November statt, welche Zeit der Autor ausdrücklich mehrfach als kalt bezeichnet hat. Auch an anderen Stellen hat Vallisnieri mehrfach den Einfluß der Temperatur auf die Färbung hervorgehoben, indem er seine mit Cestonis Angaben übereinstimmenden Befunde erwähnt. Die Chamäleonen zeigen während des ganzen Frühlings und Herbstes niemals die grüne Färbung, welche die Tiere im Juni zeigen, wo es warm ist. In der kalten Jahreszeit sind die Tiere dunkel, während die Tiere im Sommer viel schöner gefärbt sind als im Winter. Die Färbung und die Zeichnung des Chamäleons wird sehr eingehend beschrieben, wobei besonders betont wird, daß die Zeichnung eine ganz konstante ist, die beim Farbenwechsel nur mehr oder weniger deutlich ist. „Die Flecken, Streifen und Binden gehen und kehren wieder zurück, aber immer an der ganz genau gleichen Stelle (nello stesso stessissimo luogo)“, nachdem ihre Ausdehnung mit einer Feder bezeichnet worden war. Die Zeichnungen sind an bestimmte Stellen der Haut gebunden, die eine besondere Struktur zeigen. Der Umfang des Farbenwechsels beschränkt sich auf einen allmähligen Uebergang von Blaßgelb zu Dunkel, aber an mehreren anderen Stellen zählt Vallisnieri auch Grün unter den Farben auf. Bei Nacht, im Schlaf sind die Tiere gelb oder weißgelb, während sie bei Tage proteusähnlich die Farben wechseln. Die Farben ändern sich zu verschiedenen Stunden des Tages, sowie in verschiedenen Jahreszeiten

und in verschiedenen Jahren. Tagsüber sind die Tiere braun, verlieren diese Farbe in der Dämmerung, wo sie blaß werden mit einer schönen Zeichnung in blasser Farbe. Als Reize zur Auslösung des Farbenwechsels führt Vallisnieri an die Temperatur, Feuchtigkeit, Tasteindrücke (Rauhigkeit oder Weichheit), Ruhe, sowie alle psychischen Einflüsse. Besondere Beobachtungen werden über den Einfluß des Lichtes auf die Färbung angeführt. In der Sonne werden die Chamäleonen dunkel; wird aber nur eine Seite des Tieres der Sonne zugewendet, dann wird diese Seite schwarz, während die andere Seite verschieden runde blaßgelbe Flecke zeigt. Wird aber auch diese Seite der Sonne zugekehrt, dann wird sie binnen kurzer Zeit gleichfalls dunkel. Ferner hatte Vallisnieri beobachtet, daß kranke Tiere nicht mehr den ständigen Farbenwechsel zeigen, sondern eine blasse oder graue Farbe haben. Als ein sicheres Zeichen des herannahenden Todes gilt es, wenn bei solchen Tieren die schwarzen Flecke auf den Seiten erscheinen.

Im weiteren Verlauf seiner Untersuchungen weist Vallisnieri die Anschauung des Aristoteles als falsch zurück, daß der Farbenwechsel des Tieres durch das Aufblähen zustande kommen sollte, denn Vallisnieri fand, daß die Tiere in jedem Zustande, auch wenn sie platt wie eine Schleihe sind, ihre Farbe zu ändern vermögen. Vallisnieris eigene phantastische Erklärung des Mechanismus des Farbenwechsels ist mir nur zum Teil verständlich geworden. Eine Ursache für das Zustandekommen des Farbenwechsels liegt im Bau der Haut, welche zahllose Furchen und Fältchen zeigt, die ein wunderbares Netz bilden und den ganzen Körper wie mit einem Panzer umgeben. Aus den Lungen tritt durch feine Kanälchen Luft unter die Fältchen der Haut, und je nachdem die Luft schneller oder langsamer strömt, ändert sich die Farbe, wobei „spiriti“ und „fluidi“ hin und her wogen sollen. Später ist aber erwähnt, daß die Blutverteilung ebenfalls beim Farbenwechsel eine Rolle spielt, indem die Tiere blaß werden, wenn sich das Blut in die inneren Organe zurückzieht. Allerdings ist die Vallisnierische Erklärung ein vollkommener Mißgriff eines phantasievollen Kopfes, aber darum dürfen die Verdienste Vallisnieris nicht weniger hoch geschätzt werden, als sie es verdienen.

In einem Anhang „Osservazioni intorno i Ramarri“ zu seinem Buche berichtet Vallisnieri auch über den Farbenwechsel des Ramarro. van Rynberk (81) übersetzt Ramarro mit Gecko; ich halte dies für einen Irrtum, denn Vallisnieri spricht ausdrücklich von einem lucertolone verde, eine Bezeichnung, die für den graubraunen Gecko keineswegs zutreffen würde, ebensowenig würde die kaffeebraune Streifenzeichnung stimmen. Beim Ergreifen des Tieres zeigte sich außer der erwähnten braunen Zeichnung nur wenig Grün. Am anderen Tage zeigte dieses Tier eine sehr schöne grüne Färbung mit dunklen Punkten. An diese Beobachtung anknüpfend, sagt Vallisnieri: „Auch unsere Eidechsen zeigen den Farbenwechsel, weshalb wir sie die Chamäleone von Italien nennen können. Sie schmücken sich im Sommer mit lebhaften Farben, wie Grün. Sie ändern die Farbe nicht so rasch, weil sie keine Luftkanälchen unter der Haut haben.“ Diese Beobachtung Vallisnieris ist später vollkommen in Vergessenheit geraten, erst Leydig (61) hat den Farbenwechsel der Eidechsen wieder neu entdeckt.

Auch Hasselquists (43) Angaben über den Farbenwechsel von *Lacerta* (*Stellio* = *Lacerta coslordilos* Tournefort) sind vollkommen in Vergessenheit geraten: „Color fuscus cum maculis nigris et albicantibus, sed maculas lucido-viridescentes nonnunquam etiam assumit et amittit ad latera abdominis et capitis, quo ipso ad naturam cameleontis aliquantum accedit, quique adeo non solus gaudet facultate colores mutandi.“ Ferner erwähnt der gleiche Autor, zwei *Coluber*-Arten auf Cypern, von denen die Einwohner erzählen, daß diese Schlangen ihre Farbe ändern entsprechend der Farbe der Erde, auf der sie wohnen, indem sie ihre Farbe mehr oder weniger verdunkeln, von Eisenfarbig (ferrugineus) bis Schwarz. Diese Farbenveränderungen sollen rasch vor sich gehen.

Allgemeiner bekannt geworden sind dagegen durch Brückes (14) Kritik Hasselquists Vorstellungen über die Ursache des Farbenwechsels beim Chamäleon, welche ich im Originaltext der von Linné besorgten Ausgabe anführe: „Icterus est quem morbum hoc animal facile concipit, inprimis iratus, hinc vix nisi iracundus colorem mutat ex nigro in flavum vel iridescentem, qualis ejus est bilis, qui per corpus expansus facile conspicitur, ob musculos tenuissimos et cutem pellucidam“. Offenbar hat diese absonderliche Erklärung dazu beigetragen, die anderen Beobachtungen Hasselquists vollständig zu ignorieren, obwohl er seine in Smyrna gemachten Beobachtungen über den Farbenwechsel kurz beschrieben hat. Vor allem konnte auch Hasselquist feststellen, daß das Chamäleon niemals die Farbe seiner Umgebung annimmt, sondern nur seine natürliche schwärzliche Farbe in Gelb verändert, das zuweilen dunkler, zuweilen heller ist. Andere Farben, wie Rot, Blau, Violett, wurden niemals beobachtet. Die erwähnte Farbenveränderung erfolgt häufig. Zuweilen traten schwarze und gelbe Flecken auf. Die Farbenveränderung von Schwarz nach Gelb trat im Zorn ein, oder wenn man mit dem Finger nach dem Tier stieß, oder in der Sonne.

Die Forscher am Beginn des 19. Jahrhunderts brachten keine nennenswerten Erweiterungen unserer Kenntnisse vom Farbenwechsel der Reptilien bzw. des Chamäleons, welches das ausschließliche Untersuchungsobjekt wurde. So erklärte Bory de St. Vincent (9), daß der Farbenwechsel des Chamäleons durch das Blut hervorgebracht werde, welches bei der Ausdehnung der Lungen in die Haut getrieben wird. Als den Farbenwechsel veranlassende Momente werden angeführt: Zorn, Furcht, Licht, Dunkelheit. Selbst Cuvier (19) griff die von Vallisnieri längst widerlegte Meinung des Aristoteles wieder auf, nach der das Aufblähen des Tieres die Ursache für den Farbenwechsel des Chamäleons ist, indem er annahm, daß je nach der Größe der Lungen das Tier mehr oder weniger durchscheinend werde, wobei die Lunge mehr oder weniger Blut enthalte, oder das Blut sich in der Haut befinde. Dagegen scheint Cuvier zum ersten Male erwähnt zu haben, daß der Kehlsack von *Anolis* während der Erregung und zur Zeit der Geschlechtsperiode seine Farbe zu ändern vermag.

Wesentliche Fortschritte waren auch durch die bis zum Jahre 1832 reichenden Arbeiten von Leveillé und Thiébaut de Bernard (58), Vrolik (107), Murray (70), Spittal (92), Slight (90), Houston (45) nicht erzielt worden. Bei den meisten dieser Autoren, mit Ausnahme von Vrolik, spielt entweder die Atmung, oder die Aufblähung der Haut, oder der Blutgehalt der Haut und der Lungen eine entscheidende Rolle beim

Farbenwechsel. Nur Vrolik, der besonders den Einfluß des Lichtes auf den Farbenwechsel untersucht hat, vertritt eine ganz andere Meinung, nachdem er die Haut mikroskopisch untersucht hatte. Er fand, daß die vorspringenden Körnchen der Haut, welche ihr die grüne Farbe verleihen, bei mikroskopischer Betrachtung buntscheckig wie die Kibitzeier sind. Diese Körnchen sollen an den blassen Stellen fehlen. Die dunklen Streifen auf der Haut werden durch eine große Zahl von Gefäßen an der inneren Oberfläche der Haut erzeugt. Der Farbenwechsel der Tiere kommt nun dadurch zustande, daß durch die Einwirkung des Lichtes das schwarze Pigment, welches die äußere Oberfläche des Magens und der Eingeweide bedeckt, resorbiert und durch die Gefäße nach der Haut geführt wird. Wenn auch diese Spekulation ganz und gar unrichtig ist, so gebührt Vrolik doch das Verdienst, das Mikroskop bei seinen Untersuchungen zu Rate gezogen zu haben, um auf Grund des feineren Baues der Haut den Farbenwechsel zu erklären.

Eine neue Periode der Forschung beginnt mit der Arbeit van der Hoevens (44), der nicht nur die Färbung und Zeichnung des Chamäleons während der verschiedenen Stadien des Farbenwechsels beschrieben und abgebildet hat, sondern auch auf Grund mikroskopischer Untersuchungen das in der Haut gelegene Pigment entdeckt hat, dessen Veränderung den Farbenwechsel hervorruft. Diese Pigmentveränderungen sind nach van der Hoevens Meinung chemischer Natur, etwa ein ähnlicher Vorgang wie die Veränderung des Sauerstoffgehaltes beim arteriellen und venösen Blut, welches Beispiel besonders angeführt wird. Von einzelnen Ergebnissen der Arbeit van der Hoevens, die ausführlich in den späteren Abschnitten berücksichtigt werden wird, seien hier bereits die folgenden erwähnt: Das Chamäleon besitzt eine konstante Zeichnung, die niemals vollständig verschwindet, sondern nur in ihrer Sichtbarkeit graduell verschieden ist. Ein medianer weißer Bauchstreifen ändert niemals seine Farbe, wie bereits Vallisnieri hervorgehoben hatte, andere Stellen, wie die Vola manus und Planta pedis, zeigen gleichfalls keinen Farbenwechsel, während die Innenseiten der Arme und Beine einen verhältnismäßig nur geringen Farbenwechsel besitzen. Das Licht, welches einen verdunkelnden Einfluß ausübt, ist ein sehr wirksamer Faktor, aber nicht, wie Vrolik meinte, der einzige, sondern die Temperatur, sowie psychische Erregungen haben gleichfalls einen Einfluß auf die Färbung. Eine Anpassung an die Farben der Umgebung konnte jedoch nicht beobachtet werden.

van der Hoeven erwähnt auch, daß nach den Beschreibungen von Reisenden zwei amerikanische Saurier, *Polychrus* und *Anolis*. gleichfalls Farbenwechsel zeigen, weshalb diese Tiere von den Brasilianern ebenfalls Chamäleon genannt werden.

Die nun folgenden Arbeiten werden in den systematischen Auseinandersetzungen eingehend Berücksichtigung finden, weshalb ich mich in dieser historischen Skizze darauf beschränken werde, nur den Gang der weiteren Erforschung des Farbenwechsels bei den Reptilien kurz darzulegen.

Eine wesentliche Erweiterung erfuhren die Untersuchungen van der Hoevens durch Milne-Edwards (67, 68). Neben einer Reihe physiologisch interessanter Ergebnisse brachte seine Arbeit vor

allem wichtige anatomische Kenntnisse über den Bau der Haut des Chamäleons. Milne-Edwards erkannte, daß in der Haut überall zwei Pigmente vorhanden sind, ein oberflächliches graugelbes und ein tiefer gelegenes rötlichviolettes, das flaschengrün bis schwarz gefärbt ist. Je nachdem nun das tiefe Pigment entweder nach innen tritt oder an die Oberfläche kommt, ändert sich die Farbe. Wenn das dunkle Pigment an die Oberfläche tritt, dann mischt es sich mit dem grauen oberflächlich gelelegenen, dagegen wird nach dem Zurücktreten des dunklen Pigmentes nach der Tiefe dieses vom grauen Pigment verdeckt. Diese Pigmentverschiebungen sind dadurch möglich, weil das Pigment in Säckchen gelegen ist, welche ihre Fortsätze bis unter die Epidermis senden. Diese Säckchen werden durch äußere Kräfte zusammengepreßt, oder sie ziehen sich zusammen, wodurch das Hin- und Herströmen des Pigmentes zustande kommt. Milne-Edwards vergleicht die Chromatophoren des Chamäleons mit jenen der Cephalopoden (siehe diese), bei denen die gleichen Pigmentverschiebungen stattfinden. Zu dieser Auffassung war Milne-Edwards vor allem dadurch gelangt, daß es ihm gelungen war, an abgetrennten Hautstücken durch mechanische Einwirkungen (Druck), sowie durch Chemikalien entsprechende Pigmentverschiebungen zu erzielen

Die nur 1 Jahr später als Milne-Edwards' Publikation erschienene Veröffentlichung Weissenborns (108) kann nur als ein Rückschritt bezeichnet werden, weil in ihr die Bewegungen des tiefliegenden Pigmentes zusammen mit dem Aufblasen der Lunge und dem Eindringen von Luft unter die Haut als Ursachen des Farbenwechsels bezeichnet werden, wobei für die Farbenveränderungen die Menge des eingeatmeten Sauerstoffes und die durch den Affekt bewirkte Veränderung der Blutmasse bestimmend sind. Ebensowenig können die Arbeiten von Gervais (35) und Mieg (66) als ein Fortschritt bezeichnet werden, ja Gervais behauptet von neuem wieder, daß das Chamäleon sich den Farben der Umgebung anpaßt.

Erst Brücke (13, 14) gebührt das Verdienst, die anatomischen und physiologischen Grundlagen des Farbenwechsels klar erkannt zu haben, so daß alle späteren Autoren nur auf dem von Brücke geschaffenen Fundament weiterbauen konnten. Die Bedeutung der Brückeschen Arbeit geht am besten daraus hervor, daß nach Brückes Veröffentlichung der Farbenwechsel des Chamäleons als vollständig geklärt angesehen wurde, so daß nur noch vereinzelte Forscher sich dem Studium des Farbenwechsels am Chamäleon zuwandten und auch tatsächlich nicht mehr in der Lage waren, fundamental neue Ergebnisse zu ernten, wenn auch einzelne Punkte der Brückeschen Anschauungen Abänderungen erfahren mußten.

Zunächst hat Brücke alle Farben, welche er an seinen Chamäleonen beobachten konnte, beschrieben; es ist eine reiche Farbenskala von Orange bis Blaugrün, die alle wieder durch Zwischenstufen von Braun und Grau in Schwarz übergehen können, wozu noch weiße, fleischfarbene und lila Töne sowie Schillerfarben kommen. Dann wurde der Umfang der Farbenveränderung an den einzelnen Stellen und die einzelnen Zeichnungselemente genau untersucht. Bei der mikroskopischen Untersuchung der Chamäleonhaut entdeckte Brücke die in der Tiefe der Epidermis gelegene Schicht der Interferenzzellen, welche an dem Farbenspiel des Chamäleons in hervor-

ragender Weise beteiligt sind. In der Cutis fand Brücke eine oberflächliche dichte Lage von hellem Pigment, dann ein dunkles tiefer gelegenes Pigment von schwarzer Farbe, das in einzelnen verzweigten Zellen liegt, deren verästelte Fortsätze durch die Lage des hellen Pigmentes hindurch bis unter die Epidermis reichen. Die dunklen Pigmentzellen zeigen eine verschiedene Pigmentverteilung, indem die Farbstoffkörnchen entweder die Fortsätze mehr oder weniger erfüllen oder sich nur im Zellkörper ansammeln. Eine Einziehung der Fortsätze findet aber in diesem Falle nicht statt. Der Farbenwechsel wird nur durch die Verteilung des Pigmentes innerhalb der schwarzen Chromatophoren hervorgebracht, je nachdem das dunkle Pigment unter oder neben dem oberflächlichen hellen Pigment gelegen ist; ja das schwarze Pigment kann sogar das helle Pigment vollkommen verdecken, wodurch schwarze Färbungen entstehen.

Nach dieser Klarstellung der anatomischen Grundlagen des Farbenwechsels untersucht Brücke die Physiologie des Farbenwechsels. Wie bereits die früheren Forscher, fand auch Brücke, daß das Licht einen dunkelnden Einfluß auf die Tiere ausübt. Da auch lokale Einwirkungen des Lichtes auftreten, so wäre wohl daran zu denken, daß die Expansion der Chromatophoren der aktive Zustand sein könnte. Dem widersprechen aber die sonstigen Beobachtungen Brückes, z. B. daß bei starken psychischen Erregungen die Tiere hell werden, sowie daß lokale, chemische und elektrische Hautreizungen eine Aufhellung bewirken. Deshalb nimmt auch Brücke den Ballungszustand der Chromatophoren als aktive Phase an. In dieser Auffassung wurde Brücke noch bestärkt durch die Erfahrung, daß nach Nervendurchschneidung oder Zerstörung der Medulla oblongata bzw. des Rückenmarkes eine dunkle Färbung eintritt. Brücke vermochte aber keine befriedigende Erklärung dafür zu finden, wieso das Licht, das doch auch als ein Reiz angesehen werden muß, eine Expansion der Chromatophoren hervorruft, denn die Annahme Brückes, daß das Sonnenlicht als ein starker, fast schmerzhafter Reiz eine Lähmung herbeiführt, ist vollkommen unhaltbar. Aber es muß ohne weiteres zugestanden werden, daß bis jetzt kein Autor eine befriedigende Erklärung für die Expansion der Chromatophoren bei Belichtung des Chamäleons gegeben hat, wie in einem späteren Abschnitt ausführlich gezeigt werden wird.

Die ein Jahr nach Brückes erfolgreichen Versuchen veröffentlichte Arbeit Studiatis (95) ist ein vollständiger Anachronismus; denn die Chromatophoren werden ganz wie bei Milne-Edwards als baumförmig verzweigte Säckchen beschrieben, deren Inhalt durch Kontraktionen der Haut ausgepreßt wird.

In der folgenden Periode von 1853 an werden zwar vereinzelte Beobachtungen über den Farbenwechsel des Chamäleons hin und wider veröffentlicht, wie z. B. von Paul Bert (7), aber das Hauptinteresse der Forschung hat sich der Morphologie der Reptilienhaut zugewandt, nachdem Franz Leydig durch sein Buch „Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien" (59) die Aufmerksamkeit der Anatomen und Zoologen auf dieses interessante Untersuchungsobjekt gelenkt hat. Leydigs Hauptarbeiten (59—63) auf diesem Gebiet reichen bis zum Jahre 1876, obwohl er später auch noch gelegentlich über die histologische Eigenart der Reptilienhaut

und deren Färbung sich äußerte. In dieser historischen Skizze kann ich die Fülle von Tatsachen, welche Leydig durch seine histologischen Untersuchungen fand, nicht aufzählen, ich will mich hier damit begnügen, darauf hinzuweisen, daß Leydig die verschiedensten Saurier und Ophidier bezüglich ihrer Färbung sehr eingehend untersucht hat, wobei neben der Morphologie auch wertvolle Beiträge zur Chemie der Pigmente und zur allgemeinen Biologie des Farbenwechsels zutage gefördert wurden, weil Leydig auch dem Farbenwechsel der freilebenden Tiere seine Aufmerksamkeit schenkte. Nur eine einzige Beobachtung sei aus der Fülle der histologischen Entdeckungen hervorgehoben. Leydig beschreibt sowohl bei *Lacerta agilis* (61), wie in der Haut der Ophidier (62) einen direkten Uebergang von Nervenfasern in die Fortsätze der Chromatophoren. Obgleich diese Art der Nervenendigungen nicht dem Typus der bisher bekannten Nervenendigungen an Chromatophoren entsprechen, so kann doch die Angabe Leydigs nicht ohne weiteres als unzutreffend bezeichnet werden, zumal Blanchard (8) ganz ähnliche Angaben für *Lacerta ocellata* gemacht hat. Leydig (61, 62) gebührt weiterhin das Verdienst, den Farbenwechsel von *Lacerta muralis* var. *campestris*, sowie von *Anguis fragilis* und *Tropidonotus natrix* entdeckt zu haben. Es ist höchst bedauerlich, daß diese Entdeckungen Leydigs keine systematische Weiterbearbeitung gefunden haben, da gewiß sehr interessante Ergebnisse für die vergleichende Physiologie des Farbenwechsels zu erwarten sein dürften.

Wie wertvoll solche Untersuchungen an anderen Saurierarten sind, zeigen die Beobachtungen von de Filippi (26), welcher nicht nur die Histologie der Haut von *Stellio caucasicus*, sondern auch seinen Farbenwechsel studierte. Einer der wesentlichsten Punkte der Arbeit de Filippis ist der, daß *Stellio* bei Belichtung hell wird, also gerade die entgegengesetzte Lichtreaktion zeigt wie das Chamäleon. Wir sehen daraus, wie notwendig es ist, auch die anderen Saurier bezüglich ihres Farbenwechsels zu studieren, bevor wir daran gehen, sogenannte Gesetze aufzustellen.

Selbst Pouchet, der so umfangreiche Arbeiten über die Physiologie des Farbenwechsels bei Wirbellosen und Wirbeltieren veröffentlicht hat, beschränkt sich in seinen Arbeiten über den Farbenwechsel der Reptilien (78) nur auf die histologische Untersuchung der Haut des Chamäleons und von *Lacerta*. Pouchet kritisiert vor allem Brückes Anschauung, daß die Iridocyten in der Epidermis liegen. Pouchet verlegt diese in die Cutis zwischen die gelben Chromatophoren der oberflächlichen Pigmentschicht der Cutis. Ein weiterer Unterschied der Auffassung von Pouchet gegenüber Brückes ist darin gelegen, daß Pouchet neben den schwarzen Chromatophoren noch rote und gelbe anführt, die alle aktiv beweglich sind und nach Art der Amöben Fortsätze auszusenden und einzuziehen vermögen. Aber trotz dieser Differenzen ist doch Pouchet zum gleichen Resultat wie Brücke gelangt, daß der Farbenwechsel in erster Linie von den Pigmentausbreitungen bzw. Retraktionen der Melanophoren abhängt.

Auch die folgenden Veröffentlichungen von Wiedersheim (117), Kerbert (50), Todaro (100) sind vorwiegend histologischen Inhaltes, doch macht uns Wiedersheim mit dem Farbenwechsel von *Phyllodactylus europaeus* bekannt, während Lockwood (64) den Farben-

wechsel des sogenannten Florida-Chamäleons, *Anolis principalis*, schildert.

Erst Krukenberg (54) wandte sich wieder der Physiologie des Farbenwechsels des Chamäleons zu. Von seinen zahlreichen Versuchen sind nur die Vergiftungsversuche einigermaßen brauchbar, obgleich auch in diesen Versuchen Widersprüche und Unklarheiten in stetem Wechsel einander folgen. Alle Schlüsse jedoch, die Krukenberg aus seinen Versuchen zieht, sind haltlose Phantastereien, wie einige wenige Angaben zeigen. So erblickt Krukenberg in den dunklen Flecken, welche schlafende Chamäleonen des Nachts zeigen, den Ausdruck von Traumbildern, ferner leugnet Krukenberg jegliche koloratorische Wirkung des Lichtes auf die Hautfärbung und auch die direkte Beeinflussung der Chromatophoren durch das Nervensystem. Die Chromatophoren sind vielmehr von einem muskulären Sphinkter umgeben, der allein unter dem Einfluß des Nervensystems steht. Offenbar hat ihn zu dieser letzteren Behauptung das anatomische Verhalten der Chromatophoren der Cephalopoden verführt. Wesentlich brauchbarer sind seine zum Teil gemeinsam mit A. Ewald angestellten Untersuchungen über das chemische Verhalten der Reptilienpigmente (25, 55, 56), bei denen er seiner Phantasie nicht so freies Spiel ließ.

Später hat nur noch Keller (49) den Farbenwechsel des Chamäleons einer eingehenden Untersuchung unterzogen. Er fand, ähnlich wie Pouchet, dreierlei Farbstoffzellen, die Melanophoren, Erythrophoren und Xanthophoren, zu denen als viertes Färbungselement die Ochrophoren (Pouchets Iridocyten) hinzutreten; endlich unterscheidet er noch die Leukophoren. Durch die Bewegung des Pigmentes in den drei erstgenannten Chromatophorenarten kommt der Farbenwechsel zustande, wobei auch nach Kellers Auffassung die Melanophoren die Hauptrolle spielen. Eine besondere physikalische Analyse widmet Keller der Bedeutung der Ochrophoren (Interferenzzellen Brückes, Iridocyten Pouchets). Während Brücke annahm, daß diese Elemente durch Interferenz eine blaue Farbe erzeugen, nahm Pouchet an, daß es sich um Fluoreszenz handle. Beide Anschauungen weist Keller als unhaltbar zurück und läßt dabei das Blau durch Reflexion der kurzwelligen Strahlen an einem trüben Medium auf dunklem Untergrund entstehen. Keller übersah anfänglich in seiner scharfen Zurückweisung der Brückeschen Interferenzhypothese, daß Brücke selbst schon die Entstehung des Blaus durch Reflexion des kurzwelligen Lichtes ganz unzweifelhaft ausgesprochen hat und neben der Interferenz gelten läßt.

Als Ursachen für den Farbenwechsel kommen nach Kellers Versuchen in erster Linie die Lichtwirkungen in Frage, aber außerdem sind Temperatur- und Tasteinwirkungen mit im Spiel. Ferner untersucht Keller den Einfluß des Nervensystems und der Augen auf den Farbenwechsel, indem er über Durchschneidungen, sowie Reizungen peripherer Nerven und des Rückenmarkes berichtete. Alle diese Versuche ergaben eine Expansion des Pigmentes nach Ausschaltung des Nerveneinflusses, wie bereits Brücke gefunden hatte. Endlich hat Keller noch den Einfluß der Narkotika, Aether und Chloroform, untersucht.

Während früher nur gelegentliche Beobachtungen über den Farbenwechsel anderer Reptilien als Nebenbefunde mitgeteilt wurden, sind

in den letzten Jahren andere Reptilien in bezug auf ihren Farbenwechsel auch experimentell untersucht worden. Thilenius (98, 99) beobachtete den Farbenwechsel von *Varanus griseus*, *Uromastix acanthinurus* und *Agame inermis* in ihrer tunesischen Heimat, während Parker (74, 75), sowie Carlton (18) an *Anolis carolinensis*, *Phrynosoma blainvillei* Versuche anstellten, deren Ergebnisse in den betreffenden Abschnitten des speziellen Teiles ausführlich geschildert werden sollen.

Ich kann diesen Ueberblick über die Forschungsgeschichte nicht abschließen, ohne noch mit wenigen Worten auf ein Problem hinzuweisen, welches die Reptilienforscher seit langem auf das intensivste beschäftigt. Es ist das Zeichnungsproblem und die Einwirkung äußerer Faktoren auf die Färbung. Diese Fragen, welche die Systematiker lebhaft interessierten, haben auch allgemein biologisches und großes physiologisches Interesse, da ja von ihrer Bearbeitung die Lösung des Rätsels von der Farbenanpassung abhängt.

Eigentlich ist das Färbungs- und Zeichnungsproblem bei den Reptilien ein sehr altes, es wurde zum ersten Male im Jahre 1839 von Rathke (79) gestreift, als er die Entwicklung der Färbung und Zeichnung der Ringelnatterembryonen beschrieb, die erst ganz allmählich das Farbenkleid der erwachsenen Tiere erhalten. Wohl hatte Leydig wiederholt erwähnt, daß niedere Temperatur, insbesondere aber Feuchtigkeit, die Ausbildung dunkler Farben herbeiführen, aber erst durch Eimers (22, 23) Beschreibung der dunkelblauen *Lacerta faraglionensis* wurde der Streit der Meinungen über die Entstehung der Färbung und Zeichnung bei den Reptilien entfacht, der hauptsächlich mit den Namen Eimer, de Bedriaga (6) und Werner (109—116) verknüpft ist. Während Eimer die Entstehung der Farben und Zeichnungsmuster rein teleologisch als Anpassungen an die Farben der Umgebung ableitet, läßt sie de Bedriaga als Wirkung der Besonnung und als Schmuckfarben der sexuellen Zuchtwahl entstanden sein, während Werner wenigstens in seinen späteren Arbeiten sie mit den äußeren Klimafaktoren und dem Alter der Tiere in Beziehung bringt. Den einzig rationellen Weg zur Entscheidung dieser schwierigen Probleme hat aber Kammerer (46—48) beschritten, indem es ihm gelang, durch Wärme künstlichen Melanismus zu erzeugen, sowie experimentell erzeugte Färbungen zu vererben.

Nach dieser historischen Uebersicht soll in den nächsten Kapiteln die systematische Darstellung der gesamten Forschungsergebnisse des umfangreichen Gebietes folgen.

B. Färbung und Zeichnung.

Der Farbenreichtum, den die Reptilien darbieten, ist ein außerordentlich großer; selbst wenn wir vom Chamäleon ganz absehen, bleibt noch immer eine sehr bunte Farbenskala übrig, die vom intensiven Rot über alle Zwischenstufen Orange, Gelb, Grün zum Blau reicht. Dazu kommen dann noch alle Nuancen dieser Farben bis zu Weiß und Schwarz, sowie braune Töne und beim Chamäleon speziell grauviolette Töne. Außerdem wird die Farbenprächtigkeit durch Schillerfarben noch wesentlich vermehrt. Alle diese Farben

können verschieden lebhaft hervortreten und an verschiedenen Körperstellen auftreten. Bezüglich der Färbungen der einzelnen Arten und Varietäten, die zu schildern meine Aufgabe nicht sein kann, verweise ich auf die größeren systematischen Werke, von denen aus der älteren Literatur CUVIERS Reptilien (19), sowie die Erpétologie générale von DUMÉRIL und BIBRON (20, 21) genannt seien, während von den neueren Werken BOULENGERS (11) Catalogue of the Lizards in the British Museum, ferner GADOWS Amphibia and Reptiles (33), sowie die jüngst in neuer Auflage erschienene Herpetologia europaea von SCHREIBER (87) besonders genannt seien. Aus der Reihe der Einzelnarbeiten möchte ich ganz besonders die klassischen Arbeiten von LEYDIG (61, 62) herausheben, welcher unsere heimischen Saurier und Ophidier auf das sorgfältigste beschrieben hat. LEYDIG (61) hatte bereits mehrfach darauf hingewiesen, daß innerhalb einer Species, z. B. *Lacerta agilis*, sehr weitgehende Färbungs- und Zeichnungsverschiedenheiten je nach der Gegend des Vorkommens gefunden werden, die dann zur Aufstellung von mannigfachen Lokalrassen oder Varietäten geführt haben. Diese Variabilität in der Färbung, sowie auch in der Zeichnung ist aber keineswegs bei allen *Lacerta*-Arten gleich groß, wie z. B. aus SCHREIBERS (87) Herpetologie ersichtlich ist. Während z. B. *Lacerta Lilfordi* in Färbung und Zeichnung so verschieden ist, daß kaum eine als Typus aufgestellt werden kann, zeigt *Lacerta taurica* eine bei Eidechsen geradezu seltene Beständigkeit ihrer Färbung und Zeichnung. Ebenso sind auch *Lacerta viridis* und namentlich *Lacerta serpa* sehr variabel, letztere zeigt die größte Veränderlichkeit ihres Farbenkleides unter allen europäischen Eidechsen, während unter den europäischen Arten *Lacerta agilis* mit am wenigsten variiert. Aehnliche Verhältnisse bestehen auch bei Ophidiern, von denen nur einige Beispiele von Viperiden und Colubriden angeführt werden sollen. *Vipera ammodytes* und *Vipera aspis* haben ein außerordentlich variierendes Farbenkleid, während jenes von *Vipera ursini* sehr beständig ist; ebenso zeigt *Tropidonotus viperinus* eine sehr veränderliche Färbung und Zeichnung, dagegen tritt uns bei *Tropidonotus tessellatus* oder bei *Tarbophis vivax* eine bemerkenswerte Konstanz entgegen.

Wahrscheinlich sind viele in der Literatur vorhandene Widersprüche über die Färbung „des“ Chamäleons darauf zurückzuführen, daß zu den Versuchen verschiedene Arten der Gattung *Chamaeleo* verwendet wurden, ohne daß die Experimentatoren darauf achteten, zu welcher der etwa 50 Species umfassenden Gattung das Versuchstier gehört, und außerdem war über den Standort der Tiere nichts zu erfahren. So z. B. beschreibt MILNE EDWARDS (67, 68) ein dunkel bouteillengrünes Tier, welche Farbe von BRÜCKE (13, 14) bei seinen Tieren nicht beobachtet wurde; oder WEISSENBORN (108) erwähnt ziegelrote und MIEG (66) krapprote Flecke; auch MILNE-EDWARDS nennt das Rot, während andere Autoren, wie BRÜCKE, nur ein blasses fleischfarbenes Rosa erwähnen oder überhaupt kein Rot beschreiben, wie VALLISNIERI (105), GODDARD (38), TURNER (104). Daß aber Rot sicherlich auch bei verschiedenen Chamäleonen vorkommt, geht aus VOELTZKOWS Bericht (106) hervor, der auf Madagaskar ein ganz rotes Chamäleon (*Ch. verrucosus*) beobachtet hat.

Diese Unterschiede in der Färbung wurden von den Anhängern der Selektionstheorie als Anpassung an die Farbe der Um-

gebung, bzw. des Bodens erklärt. So zeigt *Lacerta agilis* nach den Beobachtungen von Leydig (61) auf dem hellen Boden der Molassensandsteine bei Stein am Rhein, sowie an der Südseite des Gebhardsberges bei Bregenz eine äußerst helle Farbe. Ebenso soll nach Eimer (22, 23) die Blaufärbung der *Lacerta faraglionensis* als eine Anpassung an die Farbe der Faraglionifelsen entstanden sein, ferner erklärt Eimer (23) das Grün der Eidechsen nur als eine Anpassung an das Grün der Umgebung, insbesondere der Vegetation, indem er darauf hinweist, daß die Eidechsen während des Herbstes und auf dürrem Boden mehr glanzlose düstere Farben zeigen. Als eine weitere Stütze für seine Auffassung führt Eimer (23) an, daß bei den afrikanischen Wüsteneidechsen die schwarze und blaue Färbung vollständig fehlt und graue oder gelbbraune Sandfarben vorhanden sind. Ja Eimer geht sogar so weit, die kupferroten Flecke von *Acanthodactylus vulgaris*, die er auf den Scherbenbergen in der Umgebung von Alexandrien fing, als eine Anpassung an die Farbe der dort liegenden Tonscherben anzusehen, weil *Acanthodactylus Boskianus* in der freien Wüste reine Sandfarbe ohne auffallende dunkle Zeichnung hat, während in den mit Pflanzenwuchs bestandenen Oasen dunkle, an Schwarz streifende Flecke auftraten und einen Schimmer von Grün zeigten. Aber schon Braun (12) hatte darauf aufmerksam gemacht, daß die auf der Oberseite schwarz gefärbte Faraglionieidechse ganz und gar nicht der hellen Farbe der Felsen angepaßt ist, sondern im Gegenteil stark auffällt. Wie wenig von einer tatsächlichen Farbenanpassung bei Eidechsen gesprochen werden kann, hat Werner (110) an einem großen Beobachtungsmaterial von dalmatinischen Lacertiden gezeigt, aus dem nur einige Beispiele angeführt werden sollen. Die blaugraue *Lacerta oxycephala* fällt auf dem weißgrauen oder gelbweißen Kalkstein direkt auf; *Lacerta muralis Merrenii* zeigt das leuchtendste Grün in ganz steinigen Gegenden, während in grünen Berggegenden fast ausschließlich braune Eidechsen vorkommen; endlich lebt der schwarz oder dunkelbraun gefärbte *Algiroides nigropunctatus* auf weißgrauen Mauern. Auch bei Ophidiern kann trotz der Anschauung der älteren Autoren (z. B. Duméril und Bibron, 21) von einer Farbenanpassung keine Rede sein, wie die Untersuchungen von Leighton (57) an *Vipera berus* gelehrt haben, wo auffallende dunkle, grüne oder rot gefärbte Tiere unter sonst gleichen Lebensbedingungen angetroffen wurden.

Es bleibt nichts anderes übrig, als die verschiedenen Färbungen als Reaktionen auf die Einwirkungen äußerer Klimaeinwirkungen, sowie innerer Faktoren, wie Alter, Geschlecht, anzusehen, wobei wir natürlich nicht die Sexualselektion heranziehen dürfen, wie ich wiederholt in den früheren Kapiteln ausführlich klargelegt habe. Zu welchen Phantastereien die Sexualselektion verleiten kann, geht am besten daraus hervor, daß de Bedriaga (6) z. B. die blaue Farbe der Kehle von *Lacerta viridis* dadurch entstehen läßt, daß diese Eidechse den Kopf in die Höhe hält und ihre sonst weiße Kehle der Sonne zukehrt, wodurch das schwarze Pigment aus der Tiefe emporsteigt und die blaue Färbung erzeugt. Damit nun dieses Blau gebührend bewundert werden kann, hebt und senkt das Männchen fortwährend den Kopf.

Daß die klimatischen Faktoren für die Färbung und Zeichnung der Reptilien von großer Bedeutung sind, hat Leydig (61) er-

kannt, denn er erwähnt besonders, daß bei *Lacerta vivipara* im Hochgebirge die Fleckenbildung eine sehr lebhafte ist und daß besonders bei *Lacerta muralis* an sonnigen trockenen Wohnorten eine stärkere Sättigung der Farben zu konstatieren ist, indem diese Eidechsen am Gardasee heller sind als jene von Bozen, während die auf der Nordseite der Alpen lebenden Tiere genau so gefärbt sind wie in Württemberg. Für die Ausbildung der dunklen Färbung macht Leydig besonders die Feuchtigkeit verantwortlich, wie ihn Beobachtungen an *Lacerta agilis* lehrten, indem vorher braun gewesene Tiere in einem feuchten Zwinger stark dunkel wurden, und ebenso ist *Anguis fragilis* an feuchten Orten ganz dunkel, fast schwarz. Gerade die beiden letzten Angaben sind aber nicht beweisend, da die dunkle Färbung auf einer Expansion der dunklen Pigmentzellen beruhen könnte und dann nur einen vorübergehenden Zustand darstellen würde, also nicht beweisend ist für eine vermehrte Bildung von Pigment. Auch Braun (12) hat für die dunkle, namentlich schwarze Färbung der auf kleinen Felseninseln des Mittelmeeres lebenden Eidechsen der Luftfeuchtigkeit eine gewisse Rolle zugeschrieben, was auch von Eimer (23) bis zu einem gewissen Grade zugegeben wird, indem Eimer selbst sagt, daß die Feuchtigkeit die dunkle Färbung begünstige, aber bestimmend sei doch die lokale Farbenanpassung. Ueber die Frage der Pigmentbildung, sowie über die Bildung von Nigrinos wird in einem späteren Kapitel ausführlicher berichtet werden, auf das ich hier verweisen muß.

Bezüglich der Farbenverteilung auf die verschiedenen Körperabschnitte herrschen gleichfalls große Verschiedenheiten, jedoch sind bei den meisten Tieren die Unterseiten heller gefärbt als die Oberseiten, wobei die Unterseiten weiß, gelb, rot oder blau sein können; doch sind diese lebhaft leuchtenden Farben keineswegs auf die Unterseiten beschränkt, indem auch rotrückige *Lacerta agilis* z. B. von Leydig (61) beobachtet wurden. Bei tropischen Tieren kommen sogar rote Rückenflecke auf einem leuchtenden sammetartigen Grün vor, wie bei *Phelsuma madagascariense* (Krefft, 52).

Als die primäre Reptilienfarbe wird von Werner (115) die braune angesehen, die bei den jungen Tieren, sowie bei den Weibchen vieler buntgefärbten Arten zu konstatieren ist. Diese Grundfärbung wird durch die Längsstreifung um so stärker aufgehellt, bis zu Weiß, je breiter die Streifen sind. Bei Schlangen ist es nach Werner (109) meist leicht, die Grundfarbe von der der Zeichnung zu unterscheiden, indem die Grundfarbe gewöhnlich lichter ist und einen größeren Teil der Oberseite einnimmt als die Farbe der Zeichnung; es gibt aber auch Fälle, wo die Farbe der Zeichnung am Rücken überwiegt.

Von großer Bedeutung für die Färbung der Reptilien ist das Alter, doch läßt sich das Verhalten nicht generalisieren, wie schon Leydig (61) beobachtet hatte. Denn ganz junge, vor kurzer Zeit ausgeschlüpfte *Lacerta viridis* zeigten auf der Oberseite ein ziemlich gleichmäßiges Lederbraun, während die Unterseite weißlich war. Mit dem Auftreten der Fleckenzeichnung an den Seiten wird auch die Grundfarbe des Rückens etwas heller, der Bauch schwach gelbgrün, später tritt erst beim Männchen die dunkelgrüne Farbe auf. Eben aus dem Ei geschlüpfte *Lacerta vivipara* sind immer schwarz, mit zunehmendem Alter hellen sie sich auf, während bei *Anguis fragilis* junge Tiere ein

ganz schwaches Falbenweiß am Rücken haben, während die Seiten und der Bauch tiefschwarz sind. Im ersten Jahre kann die Bauchseite blauschwarz werden oder sich in helle und dunkle Flecken bzw. Streifen sondern, während die Grundfarbe des Rückens braun wird und eine dunkle Linienzeichnung erhält. Viele Eidechsen zeigen nach dem Ausschlüpfen eine helle Farbe und dunkeln später; das ist der Fall bei der neapolitanischen *Lacerta muralis* (de Bedriaga, 6), *Lacerta Lilfordi* (Braun, 12), deren Jugendformen braun sind, die im Alter dunkel, sogar bis schwarz werden. Ebenso geht bei *Eremias velox* die jugendliche weißgraue Färbung mit zunehmendem Alter in Gelb oder Braungrau über, und die in der Jugend „knallrote“ Färbung des Schwanzes verschwindet später gänzlich (Schreiber, 87). Auch *Ophiosaurus* dunkelt mit dem Alter (Schreiber, 87), ebenso die Unterseite der Männchen von *Uromastix acanthinurus* (Thilenius, 98). Eine Aufhellung der dunklen Jugendfarbe zeigen dagegen neben der bereits von Leydig (61) erwähnten *Lacerta vivipara*, *Ophiops elegans*, *Acanthodactylus vulgaris*, *Lacerta sardoa* (Schreiber, 87), *Varanus griseus* (Thilenius, 99). Andererseits sind bei *Lacerta muralis* junge und alte Tiere nicht wesentlich in der Färbung verschieden (Schreiber, 87). Ganz ähnliche Farbenveränderungen sind von Werner (112, 113), Leighton (57) und Schreiber (87) an verschiedenen Ophidiern beobachtet worden. Die Farbenveränderungen, die im Verlaufe der Zeit eintreten, können sehr beträchtliche sein, wie die bereits erwähnte Umwandlung der braunen Jugendform in die smaragdgrüne Form von *Lacerta viridis* zeigt. Einige andere Beispiele sind folgende: *Lacerta ocellata* ist erst braun, dann grau, dann grün, wobei an Stelle der weißen Mittelflecke die blauen treten. *Xiphosoma caninum* ist in der Jugend orangegelb, im Alter blaugrün, bei *Tropidosaura algira* werden die in der Jugend lila gefärbten Längsstreifen im Alter gelb (Werner, 112). Bei ganz alten Tieren verschwindet die Zeichnung gänzlich, so daß sekundär einfarbige Exemplare entstehen, wie sie z. B. von *Lacerta viridis* (Schreiber, 87), *Tropidonotus*, *Coronella*, *Zamenis gemonensis*, *Vipera aspis* (Werner, 112) und anderen bekannt sind, wobei die Weibchen länger die jugendliche Färbung bewahren. Daß auch die sexuellen Unterschiede der Färbung erst in einem gewissen Alter, zur Zeit der Geschlechtsreife auftreten, wurde zuerst von Leydig (61) an *Lacerta agilis* beobachtet. Das gleiche, sowie das Wiederverschwinden der Geschlechtsfarben hat Leighton (57) bei *Vipera berus* gesehen.

Die Häutung übt gleichfalls einen Einfluß auf die Färbung aus, indem durch die sich abhebende Cuticula die Farben matter, trüber erscheinen, während nach dem Abstreifen der Epidermis alle Farben mit größerer Frische und Glanz hervortreten, weil die Epidermis die Farbe der Lederhaut dämpft. Bei *Lacerta agilis* nehmen die geschlechtsreifen Tiere ihre grüne Färbung erst nach mehrmaliger Häutung an (Leydig, 61). Auch beim Chamäleon wurde eine Zunahme der Farbenintensität nach der Häutung beobachtet (Cestoni in Vallisnieri, 105; Weissenborn, 108).

Die Färbung variiert nach dem Geschlecht, indem die Männchen im allgemeinen auch außerhalb der Brunstzeit lebhafter gefärbt sind als die Weibchen. Nur Cestoni hat in einem Briefe an Vallisnieri (105) berichtet, daß die Männchen

des Chamäleons eine weniger lebhafte Färbung besitzen als die Weibchen. Die Männchen von *Lacerta viridis* und *agilis* zeigen auf der Rückenseite ein verschieden lebhaftes Grün, die Weibchen sind braun (Leydig, 61; v. Bedriaga, 6); es kommen jedoch auch vereinzelte grüne Weibchen bei *Lacerta viridis* vor (Leydig, 61), aber das Grün der Weibchen ist niemals so stark mit Schwarz und Weiß besprenkelt wie beim Männchen, und außerdem ist das Grün der Weibchen heller. In anderen Fällen, wie z. B. bei *Phyllodactylus europaeus* (Wiedersheim, 117) oder *Tarentola mauretanica*, sind die Männchen dunkler als die Weibchen. Als besonders bei Männchen hervortretende Farben seien die Blaufärbungen an der Kehle, sowie die Rot- und Orangefarben des Bauches genannt. Die Blaufärbung der Kehle wurde zuerst von Glückseelig (36, 37) und Erber (24) an *Lacerta agilis* beschrieben, doch glaubte Leydig (61), daß diese Blaufärbung nur bei erwachsenen brünstigen Männchen vorkommt. Zweifellos kommt aber die Blaufärbung auch außer der Geschlechtsperiode vor, wie z. B. bei *Lacerta viridis* (Kammerer, 48) oder *Agama inermis* und *Uromastix acanthinurus* (Thilenius, 98); andererseits sollen manche Eidechsen die Blaufärbung der Kehle überhaupt nicht zeigen, wie die griechischen (Leydig, 61) und dalmatinischen (Erber, 24). Die rote Färbung des Bauches ist besonders bei Männchen von *Lacerta muralis* ausgeprägt, deren Weibchen weiße Bäuche haben (Leydig, 61; Kammerer, 48), bei *Lacerta vivipara* kommt eine safrangelbe Bauchfarbe vor (Leydig, 61), und bei *Lacerta muralis* von der Isla del Rey ist die Unterseite des Männchens kupferrot (Braun, 12). Gelegentlich kann die Rotfärbung auch am Rücken sehr verstärkt sein, so daß rotbraune Tiere auftreten, wie sie von v. Bedriaga (6) als *Lacerta agilis* var. *Ischliensis* und von Schreiber (87) bei *Algiroides nigropunctatus* beschrieben wurden.

Es gibt aber auch Arten, bei denen ein Unterschied in der Färbung der Geschlechter nicht zu konstatieren ist, z. B. bei *Anguis fragilis* (Leydig, 61), bei der häufig die Weibchen schwarze Bäuche haben. Auch bei *Varanus griseus* sind beide Geschlechter gleich gefärbt (Thilenius, 98).

Außer den Farbenunterschieden treten auch noch Unterschiede in den Zeichnungen der beiden Geschlechter auf, indem, wie bereits erwähnt wurde, die Weibchen die ursprünglichen Zeichnungen länger bewahren als die Männchen. Ein sehr in die Augen springendes Beispiel der Verschiedenheit der Zeichnung bei beiden Geschlechtern bietet besonders *Uromastix acanthinurus* dar, wo beim Männchen auf der grau-weiß-gelblichen Grundfarbe des Rückens ein scharf ausgeprägtes Netzwerk von 1—2 mm dicken Linien hervortritt, während das Weibchen auf der graubraunen Grundfarbe nur Punkte von Stecknadelkopfgröße zeigt (Thilenius, 98, 99).

Auch bei Ophidiern sind Färbungs- und Zeichnungsunterschiede der Geschlechter sehr ausgesprochen, wie die Untersuchungen von Leighton (57), Sumichrast (96), Schreiber (87) u. a. lehren. Ich möchte nur eine interessante Beobachtung von Leighton (57) anführen, welcher an allerdings nur selten vorkommenden einfarbigen Exemplaren von *Vipera berus* konstatieren konnte, daß schwarze Tiere meist, aber nicht immer Männchen waren, während einfarbig rote ausnahmslos Weibchen waren. Hier finden

wir bezüglich der Rotfärbung gerade das entgegengesetzte Verhalten wie bei den Sauriern.

Alle sexuellen Farbenunterschiede treten zur Zeit der Geschlechtsperiode besonders deutlich hervor. Leydig (61) fand, daß bei *Lacerta agilis* die Entwicklung und Reife der Samen gleichen Schritt geht mit der Ausbildung des Hochzeitskleides. Tiere, welche mit dem „freudigen Grün" geschmückt sind, zeigen den Nebenhoden und den Samengang prall gefüllt mit lebhaft sich bewegenden Zoospermien. Männchen hingegen aus der ersten Hälfte des Mai, deren Seiten erst einen grünlichen Ton angenommen haben, bieten auch innerlich noch jüngere Zustände dar. Ein besonders lebhaftes Hochzeitskleid zeigen auch die Eidechsen der Felseninseln des Mittelmeeres (Eimer, 23; Braun, 12), bei denen dann das Blau besonders leuchtend wird, und daneben auch lebhafte grüne Farben auftreten. Es kommen während der Brunstzeit auch auffallende Farben bei solchen Tieren vor, die sonst nicht lebhaft gefärbt sind, z. B. bei *Phymatolepsis bicarinatus* A. Duméril, der gewöhnlich grau gefärbt ist, zur Brunstzeit aber eine lebhafte gelborange Färbung der Kehle und himmelblaue Farbe des Bauches zeigt; und bei *Sceloporus variabilis* zeigen die Männchen eine sehr lebhafte zinnoberrote Farbe (Sumichrast, 96). Auch *Agama stellio*, deren Männchen sonst braun sind, wird am Kopf und Hals rot (Gadow, 33; Schreiber, 87), ferner zeigen viele Eidechsenmännchen während der Geschlechtsperiode einen deutlich hervortretenden Axillarfleck (Schreiber, 87). Nach der Begattungszeit verlieren sich diese Färbungen wieder, wie schon Leydig (61) bei *Lacerta viridis* gesehen hatte, deren helles Grün beim Männchen „im Juni dunkelgrün geworden war, und Ende August hatten sie die gleichen Farben wie im Frühjahr, wo sie aus ihren Löchern kamen".

Daß die Jahreszeit für die Färbung von Bedeutung ist, hat schon Vallisnieri (105) von den Eidechsen berichtet, welche sich im Sommer mit lebhaften Farben, wie Grün, schmücken, und *Lacerta agilis* ist nach dem Verlassen des Winterquartiers gelblich-schwärzlich (Leydig, 61). Auch von anderen Autoren sind ähnliche Beobachtungen veröffentlicht worden, von denen ich nur anführen will, daß nach Eimer (23) bei *Lacerta muralis* var. *coerulea* die blaue Farbe des Bauches im Herbst und Winter vollkommen verschwindet, ebenso verliert die auf Capri freilebende Varietät *gallensis* jede Spur ihrer blauen Färbung, die im Frühjahr wiederkommt und im Sommer ihre stärkste Ausbildung erhält. Es ist natürlich schwer zu sagen, welche Faktoren bei diesem Wechsel der Farben nach der Jahreszeit wesentlich sind, da sowohl die Geschlechtsfunktion, Temperatureinflüsse, sowie Nahrungsmangel gleichzeitig im Spiel sind. Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch erwähnen, daß nach Schreiber (87) trächtige Weibchen von Chamäleon gewöhnlich dunkelschwarzgrüne Färbung mit goldgelben Punkten zeigen.

Die Zeichnung der Reptilien ist eine außerordentlich mannigfache; sie setzt sich aus Punkten, Flecken verschiedenster Größe, Binden und Bändern, Längsstreifen, wellenförmigen Linien, sowie Netzwerk zusammen, die nicht nur bei verschiedenen Tieren verschieden ist, sondern auch beim gleichen Tier an den verschiedenen Körperstellen wechselt. Gewöhnlich ist am Rücken und an den Seiten die Zeichnung ausgeprägter als auf der Bauchseite.

Bezüglich der speziellen Anordnung dieser Zeichnungselemente bei den verschiedenen Arten muß ich auf die schon erwähnten systematischen Werke verweisen. Hier sollen nur einige allgemein biologisch wichtige Fragen kurz gestreift werden. Denn die Entstehung der Zeichnung ist im letzten Grunde ein physiologisches Problem, zu dessen Lösung allerdings kaum die ersten Schritte getan sind. Wir werden die Pigmentphysiologie erst dann richtig verstehen können, wenn wir uns darüber klar sein werden, warum bestimmte Pigmente in ganz bestimmten Zellterritorien abgelagert werden. Daß hier kein blinder Zufall herrscht, ist zweifellos, dafür spricht die nicht zu leugnende Gesetzmäßigkeit der Zeichnung, welche trotz aller Labilität der Zeichnung besteht. Es müssen in letzter Linie physikalische und chemische Momente sein, welche die Pigmentbildung bzw. Ablagerung an bestimmten Stellen bestimmen, wie bereits SEMPER (88) klar erkannt hat: „Die bestimmte Art ihrer Verteilung auf der Haut wird zunächst ganz allgemein durch innere im Tier selbsttätige Ursachen bewirkt werden müssen. Sie kann von Anfang an eine regelmäßige oder ganz ungeordnete sein, und diese wird davon abhängen, ob die inneren physiologischen Ursachen die Ablagerung in gewisse Bahnen leiten oder nicht. Sind die Bahnen sehr scharf bestimmt, so wird natürlich auch die Farbenverteilung eine sehr regelmäßige sein . . . .“ Gerade die mannigfachen Zeichnungen der Reptilien drängen dazu, diese Probleme genauer zu studieren und besonders experimentell zu prüfen.

Wie mannigfaltig auch die Zeichnungen der erwachsenen Reptilien erscheinen mögen, so lassen sie sich doch auf eine gemeinsame Grundzeichnung zurückführen, die im Laufe der Ontogenese und Phylogenese allmählich verändert worden ist (LEYDIG, 61; EIMER, 23; WERNER, 109—112; GADOW, 32). Da nach WERNERS (109) Auffassung die Zeichnung der Schlangen sich auch von der primären Zeichnung der Eidechsen ableiten läßt, so mag hier angeführt werden, daß bereits RATHKE (79) bei Ringelnatterembryonen, welche ihre Eihüllen noch nicht abgestreift hatten, einzelne Pigmentflecke beobachtet hat, die in Längsreihen angeordnet waren, welche mit der Anordnung der primären Gefäßverteilung in Beziehung stehen, was später am gleichen Objekt von ZENNECK (119) bestätigt wurde, welcher noch hinzufügt, daß an diesen Stellen das Pigment nicht nur früher auftritt, sondern auch reichlicher bleibt, so daß sich eine Längsstreifung ausbildet. Auch GADOW (32) führt an, daß einige der primären Längsstreifen mit der primären Verteilung der Blutgefäße in inniger Beziehung stehen. Diese in vier Längsreihen angeordneten Pigmentflecke hat später LEYDIG (61) bei eben aus dem Ei gekrochenen Exemplaren von *Lacerta agilis* gesehen, sie bleibt nur den ersten Sommer und Herbst bestehen, im nächsten Frühjahr sind bereits dunkle Rückenstreifen und zwei Seitenstreifen vorhanden, zu denen später noch weiße Streifen hinzutreten. Als die Grundform der Eidechsenzeichnung nehmen seit EIMER (23) alle Forscher, welche sich mit der Reptilienzeichnung eingehend beschäftigt haben, eine Längsstreifung an, und zwar sehen WERNER (112) und GADOW (32) eine sechsstreifige Zeichnung als Stammzeichnung an, aus der sich dann die übrigen Zeichnungen ableiten lassen, was auch mit den früher erwähnten Beobachtungen LEYDIGS (61) gut übereinstimmt. Diese ursprüngliche Zeichnung ist in den Jugendstadien vorhanden und ver-

ändert sich dann während des Lebens, wobei bei Weibchen die ursprüngliche Zeichnung länger erhalten bleibt als bei den Männchen (Eimer, 23; Werner, 115; Schreiber, 87). Allerdings kann nach Eimer (23) die gefleckte Form, welche eine Umwandlung der gestreiften ist, schon bei sehr jungen Tieren vorkommen, gewöhnlich überspringen sie die älteste Stammformzeichnung. Im Alter bilden die meisten Reptilien ihre Zeichnung erheblich bis vollständig zurück, oder zeigen nur einfache Zeichnungen, indem alle Schuppen gleich gezeichnet sind. Diese Formen stellen dann die phylogenetischen Vorstufen der vollständigen Einfarbigkeit dar (Werner, 115). Alle Fleckenzeichnungen, Längs- und Querstreifungen, Marmorierungen, Ocellenzeichnungen sind nach Eimer (23), Werner (112) und Gadow (32) sekundäre Zeichnungen. Nur in der Erklärung ihrer Entstehung gehen die Meinungen der Autoren nicht unerheblich auseinander. Während Eimer (23) die Umbildung der Streifenzeichnung durch Zerreißen der Längsstreifen entstehen läßt, indem das Pigment an einzelnen Stellen der Längsstreifen verschwindet, nimmt Werner (112) gerade das Gegenteil an. Die Auflösung der Längsstreifung erfolgt dadurch, daß sich neue stärkere Pigmentanhäufungen auf dem Gebiete der primären hellen Längsstreifen bilden, welche dabei oft noch sichtbar bleiben. Dieser Mechanismus scheint mir wohl der wahrscheinlichere zu sein, schon im Hinblick darauf, daß bei heranwachsenden Tieren im allgemeinen eine Pigmentvermehrung und nur ganz ausnahmsweise eine Pigmentverminderung eintritt. Gadow (32) hat besonders bei verschiedenen mexikanischen *Cnemidophorus*-Arten die Umwandlung der Streifenzeichnung in Flecken untersucht und dabei folgende Typen aufgestellt: Weiße Streifen können sich durch Pigmenteinlagerungen auflösen, oder es entstehen weiße Längsstreifen durch Zusammenfließen weißer Flecke wie bei *Ameiva* und *Cnemidophorus striatus* oder *Cnemidophorus deppei*. Endlich können weiße Streifen dadurch entstehen, daß sich dunkles Pigment an den Rändern eines farbigen Bandes ansammelt, während neues farbloses Gewebe in der Mitte des Bandes auftritt, oder dunkles Pigment erscheint in einem breiten weißen Band und teilt es in Streifen. Zusammenfließen von hellen Flecken mit Ansammlung von dunklem Pigment an ihren Rändern führt zu einem Kreuzmuster, wie es bei *Cnemidophorus mexicanus* erreicht ist. Endlich tritt als letzte Stufe die sekundäre Einfarbigkeit auf.

Gadow (32) führt diese Umwandlungen der Zeichnung auf die Verschiedenheiten der Licht- und Schattenverteilung durch den Pflanzenwuchs in den verschiedenen Gegenden zurück und führt weiter an, daß junge Tiere vermöge ihrer größeren Seßhaftigkeit genauer an die besonderen Einzelheiten ihrer Umgebung angepaßt sein müssen als die älteren Tiere, welche weitere Wanderungen unternehmen und darum der Vielgestaltigkeit des Milieus in ihrer Färbung und Zeichnung Rechnung tragen müssen. Gadow selbst nennt diese letztere Anschauung zu kompliziert. Ich finde aber auch die erste Deutung Gadows zur Erklärung ganz unzureichend, denn wie ich bereits im Kapitel „Crustaceen“ ausgeführt habe, kranken alle solche Deutungen an dem Fehler, daß sie mit dem wechselnden Stand der Sonne nicht rechnen, die Bewegungen des Tieres außer acht lassen und endlich vollkommen übersehen, daß am Grunde eines nur mäßig dicht bestandenen Bodens gar keine Schatten

mehr vorhanden sind, sondern nur eine gleichmäße Verminderung der Lichtintensität.

Eine vielmehr anatomisch-physiologische Erklärung der Zeichnung der Reptilien hat TORNIER (102) zu geben versucht. Zunächst ist es die allgemeine Körperform, welche die Längsstreifung bedingt. An den Stellen, wo eine Verschmälerung des Körpers vorhanden ist, tritt eine Verminderung der Streifen ein, indem zwei Streifen sich gabelig zu einem vereinigen, wodurch die bekannten Y-Figuren entstehen. Ferner steht das Auftreten der weißen Längslinien mit Kantenbildungen des Körpers im Zusammenhang, weshalb glatte Formen keine, dreikantige hingegen eine oder drei solche Linien besitzen. Auch die normalen Körperbewegungen sollen für die Ausbildung der Farbkleidmuster sehr wesentlich sein, indem diejenigen Stellen, welche bei der Bewegung zusammengefaltet werden, helle Färbung zeigen; die dunklen Stellen entsprechen den Stellen, welche „ruhig auf dem Körper liegen bleiben". TORNIER will also die Ablagerung des Pigmentes mit der mechanischen Beanspruchung der einzelnen Hautbezirke (Druck und Zug) in Zusammenhang bringen und führt auch eine entsprechende Analyse der Muster im einzelnen durch, aus der ich nur herausgreifen möchte, daß die geringe oder ganz fehlende Färbung des Bauches bei Schlangen und Eidechsen davon herrühren soll, daß der Bauch auf dem Boden aufliegt und der Bodendruck die Bildung des Pigmentes verhindert. Schließlich faßt TORNIER seine Anschauung in den Worten zusammen, daß jedem Farbenkleid eine biologische Bedeutung zukomme, und „man wird jeder Eidechse oder Schlange einen Teil ihrer Lebensgewohnheiten direkt vom Körper ablesen können". Jedenfalls ist hier zunächst einmal ein anderer Weg zur Erklärung der Zeichnung benützt worden als der übliche von der Schutzzeichnung, und schon darum verdienen TORNIERS Hypothesen Beachtung, zumal sie uns auf den Weg des Experimentes hinweisen.

Endlich hat WERNER (111) versucht, die Fleckenzeichnung einfarbiger Tiere dadurch zu erklären, daß er die durch den Farbenwechsel auf äußere Reize erzeugten Pigmentexpansionen bzw. Retraktionen länger andauern und endlich persistent werden ließ, wo sie dann weiter vererbt wurden. Andererseits steht das Fehlen einer bestimmten Zeichnung bei Geckonen nach WERNER (112) damit in Zusammenhang, daß bei diesen Tieren ein lebhafter Farbenwechsel vorhanden ist. Neben der schützenden Wirkung der Zeichnung spricht WERNER (111) ihr auch eine physiologische Bedeutung zu, indem die Stellen der stärksten Pigmentausscheidung wahrscheinlich zur Absorption von Wärme in Beziehung stehen, eine Hypothese, die schon früher mehrfach ausgesprochen wurde, aber von mir neuerdings (FUCHS, 29, 30) unabhängig von den früheren Angaben formuliert wurde. Wir werden darauf beim Einfluß der Temperatur noch eingehender zurückkommen, wo auch die Arbeiten von PARKER (74, 75), KREHL und SOETBEER (53), sowie THILENIUS (98, 99) ausführlich berücksichtigt werden sollen.

Die Auffassung WERNERS, daß die infolge des Farbenwechsels entstandenen Fleckenzeichnungen persistent geworden sein sollen, oder daß ein lebhafter Farbenwechsel die Ausbildung einer charakteristischen bestimmten Zeichnung verhindern sollte, scheint mir durchaus nicht

zutreffend. Denn selbst beim Chamäleon, dem am stärksten die Farben wechselnden Tier, kann man eine ganz bestimmte charakteristische Binden- und Fleckenzeichnung konstatieren, die niemals ganz verschwindet, wie bereits van der Hoeven (44) beobachtet hatte, dessen Darstellung von Brücke (14), sowie von Schreiber (87) vollkommen bestätigt wurde. Ferner sprechen gegen Werners Annahme die sehr charakteristischen Zeichnungen von *Uromastix acanthinurus* (Thilenius, 98, 99), welcher gleichfalls einen ausgesprochenen Farbenwechsel besitzt.

Auch die Zeichnung der Schlangen zeigt nach Werners (109, 112) Untersuchungen ein ganz ähnliches Verhalten, wie bei den Sauriern. Es gibt zwar Schlangen, welche niemals eine Zeichnung zeigen, wie z. B. Typhloiden oder Uropeltiden, bei denen die gezeichneten Arten höchst selten sind. Diesen primär einfarbigen Schlangen steht aber die große Menge derer gegenüber, welche in der Jugend eine Zeichnung besitzen und erst später einfarbig werden, wie *Calopeltis Aesculapii*, *Epirates cupreus*, und viele andere; das sind die sekundär einfarbigen Arten. Die sekundäre Einfarbigkeit kann nun auf verschiedene Weise zustande kommen, entweder durch Vergrößerung der bestehenden Zeichnung, was allerdings der seltenere Vorgang ist und wahrscheinlich bei *Chondropython azureus* der Fall sein dürfte, oder aber durch Verdunkelung der Grundfarbe bis zur völligen Uebereinstimmung mit der Farbe der Zeichnung. Das ist die häufigste Ursache für die sekundäre Einfarbigkeit. Auf diese Weise sind die melanischen Schlangen und Eidechsen entstanden. Es kommt auch vor, daß im Alter die ursprüngliche Zeichnung in kleine Stücke zerfällt, wie es bei den Querbinden von *Naja haje* der Fall ist, aber alle Kopfzeichnungen der Schlangen sind primär (Werner, 112).

Nachdem wir die große Mannigfaltigkeit der Farben kennen gelernt haben, haben wir zu fragen, ob etwa jede einzelne Farbe durch eigene Pigmente oder Chromatophoren hervorgebracht wird, oder ob nur einige wenige Pigmente zur Hervorbringung aller Farben genügen. Anfänglich hatte man, nach Milne-Edwards (67, 68) und Brücke (14), nur zwei Pigmente, ein oberflächliches helles und ein dunkles tiefes, angenommen, durch dessen Kombinationen alle beobachteten Farben des Chamäleons zustande kommen sollten. Brücke hatte aber bereits noch ein gelbes Pigment angenommen, denn er bemerkt ausdrücklich, daß das oberflächliche weiße Pigment in der Nähe der Epidermis gelb ist und das Gelb an verschiedenen Körperstellen verschieden stark ausgebildet ist. Das dunkle Pigment ist braun, in dicker Lage schwarz (Brücke, 14) während es nach Milne-Edwards (67, 68) dunkelviolett, in einem anderen Falle flaschengrün sein sollte. Pouchet (78) fand zwar noch ein gelbes und rotes Pigment, maß ihm aber für die Färbung keine weitere Bedeutung bei. Endlich kommen noch die Leukophoren Kellers (49) und die Phäophoren Schmidts (86) hinzu. Außer diesen eigentlichen Pigmenten haben alle späteren Autoren noch als weiteres für die Färbung wichtiges Element die Interferenzzellen Brückes, Iridocyten Pouchets, Ochrophoren Kellers, Guanophoren Schmidts (86) erkannt. Diese letztgenannten Elemente sind an der Erzeugung der blauen und der grünen Farbe beteiligt, wenn ihre Wirkung sich mit gelben Farbstoffen kombiniert. Blaues und grünes Pigment ist nach den übereinsimmenden Befunden aller Autoren

bei Sauriern nicht beobachtet worden. Dagegen soll bei Ophidiern nach BOULANGER (11) ein grünes Pigment vorhanden sein, weil der Alkohol, in dem Exemplare von *Dryophis* aufbewahrt wurden, eine grüne Farbe annimmt.

Die Hauptursache für die Färbung sind die in der Cutis liegenden Färbungselemente, während die Epidermis mit ihren eventuellen Pigmenten zwar eine untergeordnete, aber keineswegs ganz zu vernachlässigende Rolle spielt. Von den einzelnen Arten der Pigmentzellen sind die Melanophoren zwar bei allen Reptilien vorhanden, aber bei der im Sande lebenden *Voetzkowia mira* nur in sehr geringer Menge entwickelt (SCHMIDT, 86). Die Porphyrophoren (= Erythrophoren) sind bis jetzt nur beim Chamäleon (POUCHET, 78; KELLER, 49) und *Phelsuma* (SCHMIDT, 84, 86) und endlich die Phäophoren bei *Uroplatus* von SCHMIDT (86) beobachtet worden. Dagegen sind die Guanophoren (Interferrenzzellen, Iridocyten, Octhrophoren) bei allen Reptilien mit Ausnahme von *Voeltzkowia* (SCHMIDT, 86) beobachtet worden; auffallend gering ist ihre Entwicklung bei *Teratoscincus scincus* (SCHMIDT, 86).

Die bei vielen Reptilien vorhandenen Schillerfarben sind Interferenzfarben, die, abgesehen von den Interferenzzellen, als Strukturfarben entstehen, wie bereits BRÜCKE (14) an *Tropidonotus natrix* erkannt hatte, welche an jeder Schuppe ein System paralleler schmaler Leistchen trägt, die 0,72 μ von einander abstehen. Aehnliche Cuticularleisten sind von LEYDIG (62) bei *Coronella laevis* beschrieben worden.

Hiermit haben wir die wichtigsten Tatsachen über die Färbung und Zeichnung kurz behandelt und wenden uns nunmehr dem zweiten Hauptabschnitt zu, welcher die Morphologie der Pigmentzellen behandelt, ohne welche ein richtiges Verständnis der physiologischen Probleme ganz unmöglich ist.

C. Morphologie der Chromatophoren.

1. Anordnung der Chromatophoren.

Im allgemeinen kann gesagt werden, daß die Hauptmasse der Pigmentzellen in der Cutis gelegen sind, aber weder die Epidermis noch die Subcutis sind frei von Chromatophoren.

In der Epidermis wurden von den meisten Forschern bei der überwiegenden Mehrzahl der Reptilien verschieden reichliche Mengen Pigment gefunden. Pigmentfrei erwies sich die Epidermis von *Agame inermis* (THILENIUS, 98), von *Voeltzkowia mira* (SCHMIDT, 82). Bei *Uroplatus fimbriatus Schneid* (SCHMIDT, 86) besitzt zwar die Epidermis keine Chromatophoren, aber die Fortsätze der subepidermoidal gelegenen Chromatophoren senden ihre Fortsätze zwischen die Epidermiszellen. Den Uebergang zu den reichlicher pigmentierten Epidermides stellen *Platydactylus muralis, Chamaeleo vulgaris* und *Alligator lucius* dar, die nur vereinzelte Pigmentzellen im Stratum Malpighii besitzen (KRAUSS, 51), obwohl von GERVAIS (35) nicht nur für das Chamäleon, sondern für alle Reptilien fälschlich angegeben wird, daß die Epidermis kein Pigment besitzen sollte. Damit sollte wohl nur die Cuticula gemeint sein, da später von Epidermispigment die Rede ist. Ebenso behauptet GADOW (33), die Epidermis des Chamäleons sei farblos, nur im Rete Malpighi fänden sich einige Iridocyten. Spärliches Epidermispigment zeigen die verschiedenen Arten von *Lacerta*, wie LEYDIG (61, 62) zuerst beobachtet hatte, was

von allen späteren Untersuchern (Pouchet, 78; Braun, 12, Blanchard, 8; Keller, 49; Kerbert, 50; Krauss, 51) bestätigt wurde. Die Epidermischromatophoren liegen hauptsächlich im Stratum Malpighii, doch reichen ihre Fortsätze weit in das Stratum corneum hinein, wo sie als Pigmentstreifen zwischen den Zellen sichtbar sind. Gewöhnlich handelt es sich um mit hellbraunem Pigment erfüllte Zellen, deren Fortsätze ein epitheliales Pigmentnetz bilden, das nach den Angaben von Krauss (51) bei *Lacerta vivipara* keine Verbindung mit dem tiefer gelegenen Pigmentnetz der Cutis besitzt. Schon Keller (49) machte darauf aufmerksam, daß die Epidermischromatophoren nur an vereinzelten Stellen vorkommen, wo die Haut schon an und für sich dunkel ist, was auch Krauss (51) bestätigt, der das epitheliale Pigmentnetz am Rücken am ausgeprägtesten fand, während es am Bauch gänzlich fehlt. Obgleich an ausgewachsenen Lacerten nur wenig Pigment in der Epidermis vorhanden ist, so findet es sich häufiger bei Embryonen (Kerbert, 50). Auch bei anderen Sauriern wurden Chromatophoren in der Epidermis im Stratum Malpighii gefunden, so bei *Hatteria punctata* (Krauss, 51), deren in die oberen Schichten des Stratum corneum reichenden Fortsätze bereits früher von Osawa (72) beschrieben wurden. Bei *Tarentola mauretanica* finden sich solche Melanophoren nur in der Haut des Rückens (Schmidt, 84), und bei *Varanus griseus* (Thilenius, 98) wiederholen die Epidermischromatophoren genau die Zeichnung der darunter gelegenen Cutis, was auch bei Ophidiern vorzukommen pflegt. Die Epidermischromatophoren bilden bei *Varanus* ein unterbrochenes Netzwerk.

Ob bei Sauriern in der Epidermis extracelluläres Pigment vorkommt, ist schwer zu sagen, denn solche positiven Angaben, wie die von Campana (15—17), erwecken immer den Verdacht, daß es sich um abgerissene oder nicht richtig erkannte Chromatophorenfortsätze handelt. Nach dem Stande der gegenwärtigen Forschung erscheint mir das Vorkommen extracellulären Pigmentes äußerst unwahrscheinlich.

Viel reichlicher ist die Pigmentierung der Epidermis bei den Ophidiern. Bei Verteilung der dunklen Chromatophoren in getrennten Gruppen entsteht dann eine Tüpfelung, z. B. *Tropidonotus natrix*, oder bei größeren Mengen eine gleichmäßig schwärzliche Färbung, z. B. *Coluber viridiflavus* (Leydig, 62). Auch Todaro (100) hat mehrfach Pigmentzellen (cellule epiteliale cromatofore) bei Ophidiern beschrieben, die wenigstens in einigen Fällen in Verbindung mit den Fortsätzen der Cutischromatophoren stehen sollten. Nach den Abbildungen, welche Todaro seiner Abhandlung beifügt, konnte ich mich von der Richtigkeit dieser Angabe nicht überzeugen, denn die abgebildeten pigmentierten Zellen der Epidermis schienen mir überhaupt keine wirklichen Chromatophoren, sondern nur Epidermiszellen zu sein.

Die Pigmentmenge wechselt auch bei den Ophidiern sehr stark, es kann sich in Form von ganz zarten Flocken, dunklen Flecken oder dichten Netzen finden. Am schwächsten ist nach Werner (112) die Epidermis von *Coronella girondica* pigmentiert, die nahezu glashell ist, während bei *Rhinechis* und *Elaphis* namentlich bei den Nigrinos alle Schuppen mehr oder weniger gleichmäßig dicht pigmentiert sind. Bei ausgewachsenen und alten Schlangen tritt eine eigene Epidermiszeichnung auf, welche eine Wiederholung der Zeichnung der Cutis an den stärkstpigmentierten Stellen ist; da, wo in der Cutis kein Pigment vorhanden ist, fehlt auch die Epidermiszeichnung. Dementsprechend fehlt auch bei *Coronella girondica* die Epidermiszeichnung, weil die Cutiszeichnung sehr schwach ist.

Es ist bemerkenswert, daß nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Leydig (62) und Zenneck (119) die dunklen Chromatophoren im Stratum Malpighii der Epidermis von Ringelnatterembryonen früher auftreten als in der Cutis.

In der Epidermis der Schlangen wurde ferner von Leydig (62) auch das weißgraue Pigment, dessen Hauptmasse in der Cutis liegt, beobachtet.

Endlich wäre noch zu erwähnen, daß, wie BRÜCKE (14) und KELLER (49) beobachtet haben, die Leistchenbildungen der Epidermis zur Entstehung von Interferenzfarben (Schillerfarben) Veranlassung geben.

Die Cutis ist die Trägerin der Hauptmengen der Pigmente, die für die Färbung ausschlaggebend sind, wie alle Autoren übereinstimmend gefunden haben. Die Beschreibungen der Anordnung der Pigmentzellen in der Cutis differieren allerdings bei den verschiedenen Beobachtern manchmal sehr beträchtlich; das kommt aber nur daher, daß die einzelnen Autoren eine verschiedene Anzahl und eine verschiedene Begrenzung der einzelnen Cutisschichten annehmen. Wenn wir aber davon absehen, dann wird die Uebereinstimmung erfreulicher, als es auf den ersten Blick den Anschein hat.

Die Grundzüge der Anordnung des Pigmentes in der Cutis des Chamäleons waren bereits von MILNE-EDWARDS (67, 68) und BRÜCKE (14) richtig erkannt worden, indem beide Autoren eine oberflächliche helle Pigmentschicht und eine darunter gelegene dunkle tiefe Pigmentschicht unterschieden. BRÜCKE trennte von der oberflächlichen Pigmentschicht die Interferenzzellen ab, die er zum Teil in die unteren Epidermisschichten verlegte, weil in den bei der Häutung abgestoßenen Oberhäutchen sich gleichfalls Interferenzzellen vorfanden. Diese Verlegung der Interferenzzellen in die Epidermis ist, wie POUCHET (78) fand, unzutreffend, da die Hauptmasse derselben der obersten Cutisschicht angehört. Die oben erwähnte Anordnung des hellen und dunklen Pigmentes wurde von nahezu allen Forschern bei den verschiedensten Reptilien wiedergefunden, wie die nachstehenden Beispiele zeigen: *Chamaeleo* (POUCHET, 78; KELLER, 49; KERBERT, 50; GADOW, 33), *Lacerta* (BLANCHARD, 8; GADOW, 33), *Stellio caucasicus* (DE FILIPPI, 26), *Calotes jubatus* (KELLER, 49), *Agama inermis* (THILENIUS, 98), *Anolis carolinensis* (CARLTON, 18), *Phrynosoma blainvillei* (PARKER, 74), *Zonosaurus madagascariensis, Uroplatus fimbriatus* (SCHMIDT, 85, 68), *Hatteria punctata* (KRAUSS, 51), *Anguis fragilis* (LEYDIG, 60) sowie bei Schlangen, z. B. *Tropidonotus natrix* (LEYDIG, 62; ZENNECK, 119), *Vipera ammodytes* und *Vipera berus* (LEYDIG, 62). Diese Auswahl von Beispielen zeigt wohl, daß es sich hier um eine weitverbreitete Gesetzmäßigkeit der Anordnung handelt, die bereits BATELLI (5) als allgemein gültig für die Reptilien ansah.

Untersuchen wir nun die Verteilung der Pigmente in den einzelnen Cutisschichten, dann erkennen wir, daß die Hauptmasse des Pigmentes in der lockeren oberen Schicht der Cutis, dem Stratum subepidermoidale, gelegen ist, das durch die kollagene Grenzlamelle gegen die Epidermis zu begrenzt wird. Der straffe Teil des Coriums, das Stratum compactum, enthält nur vereinzelte, meist dunkle Chromatophoren, namentlich an seiner unteren Begrenzung, wo es in die lockere Subcutis übergeht, ferner findet sich gelegentlich Pigment in den das Stratum compactum durchsetzenden, senkrecht aufsteigenden Faserzügen, welche die Nerven und Blutgefäße zu den oberen Hautschichten führen. Diese geschilderte Verteilung des Pigmentes auf die verschiedenen Cutisschichten hatte zuerst LEYDIG (61, 62) an Eidechsen und Schlangen beschrieben und wurde von den meisten späteren Autoren an verschiedenen Reptilien wiedergefunden (DE FILIPPI, 26; KELLER, 49; KERBERT, 50; OSAWA, 72; SCHMIDT, 83, 84; KRAUSS, 51). TODARO (100) sowie BLANCHARD (8) und LWOFF (65) wollen sogar wegen der konzentrierten Anhäufung der Melanophoren im unteren Teil, der subepidermalen Cutisschicht, diesen Teil als ein besonderes Stratum pigmentosum abgrenzen.

Im Stratum subepidermoidale treffen wir zu oberst, der Grenzlamelle am nächsten gelegen, bei einigen Reptilien eine Lage gelber Pigmentzellen (Xanthophoren), welche POUCHET (78) zuerst bei *Lacerta viridis* als gesonderte Elemente beschrieben hat, die später von BRAUN (12) bei *Lacerta Lilfordi*, von KELLER (49) am Chamäleon, *Lacerta viridis* und *Calotes jubatus* und auch von GADOW (33)

am Chamäleon wiedergefunden wurden. Nach Pouchet (78) sollte bei *Lacerta viridis* eine dicke Schicht gelber Pigmentzellen vorhanden sein, während Keller (49) sowohl bei *Lacerta viridis* als auch beim Chamäleon und *Calotes jubatus* nur eine einfache Lage der Xanthophoren beobachtet hat, welche insofern bei einzelnen Arten verschieden ist, als bei *Calotes* eine zusammenhängende Schicht vorhanden ist, während bei den übrigen angeführten Reptilien nur fleckweise das gelbe Pigment zu finden ist. Nach Pouchet (78) sollen die Zellen etwa um den Durchmesser einer Zelle voneinander abstehen. Es ist bemerkenswert, daß Braun (12) angibt, gelbes Pigment nur bei jungen Exemplaren gefunden zu haben, während es bei ausgewachsenen Tieren bis auf wenige übriggebliebene Stellen fehlt. Uebrigens hält Gadow (33) die Xanthophoren für Iridocyten, welche Oeltropfen enthalten und deshalb gelb gefärbt erscheinen.

Unmittelbar unter den Xanthophoren liegt die mächtige Schicht der Iridocyten (Interferenzzellen, Ochrophoren), welche nach dem Vorschlag von Schmidt (84) am besten als Guanophoren zu bezeichnen sind. Die oft schwer zu erkennenden Zellen liegen so dicht, daß die zellige Natur dadurch verschleiert werden kann, wie schon Brücke (14) und Pouchet (78) angegeben haben. Die Dicke der Guanophorenschicht beim Chamäleon wird von Pouchet auf ungefähr 30—50 μ angegeben. Außer dieser mehr oder weniger zusammengedrängten Guanophorenlage finden sich aber auch einzelne Guanophoren in der Epidermis (Brücke, 14; Leydig, 62), obwohl im allgemeinen die Guanophorenschicht gegen die Epidermis scharf abgegrenzt' ist (Schmidt, 84; Keller, 49; Blanchard, 8), sowie in den tieferen Cutisschichten bis zur Subcutis hinab, wie es Brücke (14) beim Chamäleon beschrieben hat. Diese „erratischen Guanophoren" hat Blanchard (8) bei *Lacerta ocellata*, Schmidt (84) bei *Phelsuma madagascariense* erwähnt. Manchmal sind sie bei *Lacerta ocellata* in den tiefen Schichten zu größeren oder kleineren Gruppen vereinigt und bilden eine Art sekundäre Schicht, welche von der oberflächlicher liegenden Hauptschicht deutlich getrennt ist (Blanchard, 8). Offenbar handelt es sich bei der von Thilenius (98) an *Agama inermis* beobachteten doppelten Leukophorenschicht um ein ganz analoges Verhalten, da die Leukophoren Thilenius' nichts anderes als die typischen Guanophoren sind.

Für die Verteilung der Guanophoren sind die Schuppen bzw. Hautknochen und Tuberkel von besonderer Bedeutung. Schon Brücke (14) hatte hervorgehoben, daß beim Chamäleon die Interferenzzellen unter allen Haut. tuberkeln, selbst jenen des Bauches vorkommen, und Leydig (62) fand dann an *Vipera berus*, daß die Guanophoren auf die Schuppenregion beschränkt sind. Wie die Untersuchungen der späteren Forscher (Pouchet, 78; Blanchard, 8; Osawa, 72; Keller, 49; Schmidt, 85, 86; Thilenius, 98) zeigten, sind die Guanophoren unter der Spitze der Tuberkel bzw. dem Zentrum der Schuppen am dichtesten, sie werden gegen die Ränder zu immer spärlicher und sind in den Zwischenräumen der Tuberkel nicht oder nur ganz vereinzelt vorhanden. Bei manchen Reptilien, z. B. *Phelsuma*, zeigen die Schuppen gewisser Hautbezirke nur in ihren zentralen Teilen Guanophoren, während die Schuppenränder ganz oder teilweise frei davon sind (Schmidt, 84); das gleiche ist der Fall bei *Uromastix acanthinurus* (Thilenius, 98). An einzelnen Stellen, wie z. B. an den Bauchschuppen von *Lacerta ocellata*, können die Guanophoren sehr schwach entwickelt sein, ja sogar auf einzelnen Schuppen ganz fehlen (Blanchard, 8); beim Chamäleon sind sie ebenfalls auf dem weißen Bauchstreifen nur wenig entwickelt und fehlen gänzlich an den Haftflächen der Füße (Keller, 49), desgleichen fehlen sie auf der ganzen Unterseite der Hautfalte von *Uroplatus fimbriatus* (Schmidt, 86).

Ueber ein Vorkommen eines hellen, nicht in Zellen gelegenen Pigmentes berichten Thilenius (98) bei *Varanns griseus* und Krauss (51) bei *Hatteria punctata*.

Unmittelbar unter der Guanophorenschicht liegen die Melanophoren, deren Körper unter oder in der Hauptmasse der Guanophoren gelegen ist, deren Fortsätze die Guanophorenschicht durchsetzen und bis in die Epidermis reichen können. Diese zuerst am Chamäleon von MILNE-EDWARDS (67, 68), vor allem aber von BRÜCKE (14) erkannte Anordnung wurde von allen späteren Forschern im Prinzip bei allen Reptilien wiedergefunden. Die Menge der Melanophoren scheint bei den verschiedenen Reptilien sehr verschieden zu sein, außerdem wechselt sie beim gleichen Tier nach den verschiedenen Hautstellen. Sie sind am Rücken am zahlreichsten, an der ventralen Seite geringer, obgleich auch, wie bei *Anguis fragilis* (LEYDIG, 60), gerade eine umgekehrte Verteilung vorkommt. Bei *Lacerta ocellata* fehlen die Melanophoren gewöhnlich in der Kehlgegend und in den Bauchschuppen (BLANCHARD, 8). Beim Chamäleon liegen die Melanophoren nicht in einer Ebene, sondern in verschiedenen Höhen (KELLER, 49). Bei manchen Tieren kommen zwei getrennte Melanophorenschichten vor, eine obere dichtstehende und eine tiefe, wo die einzelnen Zellen unregelmäßig in großen Abständen voneinander liegen, z. B. bei *Varanns griseus* (THILENIUS, 98) oder bei *Zonosaurus madagascariensis* GRAY (SCHMIDT, 85), wo die unteren Melanophoren in ihrer Anordnung vielfach dem Verlauf der Blutgefäße folgen, was ja auch sonst häufig der Fall ist. Da, wo die Melanophoren, zwischen den Guanophoren liegen, bilden sich häufig charakteristische korbartige Anordnungen der Guanophoren um die Melanophoren aus. Solche „Guaninkörbe" wurden besonders von THILENIUS (98) bei *Uromastix acanthinurus* beschrieben.

Auch die Melanophoren zeigen besondere Lagebeziehungen zu den Hauttuberkeln, Schuppen und Hautknochen. BLANCHARD (8) hatte bei *Lacerta ocellata* beobachtet, daß die Melanophoren in der Mitte der Tuberkel am dichtesten stehen und nach den Rändern zu abnehmen, in den Furchen zwischen den Tuberkeln nur selten oder gar nicht angetroffen werden; die gleiche Verteilung zeigt *Calotes jubatus* (KELLER, 49), ferner *Uroplatus fimbriatus*, bei dem in der Hautfalte des Rumpfes sogar melanophorenfreie Schuppen vorkommen (SCHMIDT, 86). Ueberhaupt zeigen die Schuppen der Bauchseite wesentlich geringere Melanophorenmengen und bei *Geckolepsis* finden sie sich nur in der distalen Hälfte der Schuppen (SCHMIDT, 83). Weniger deutlich, aber doch noch erkennbar, ist die Anordnung der Melanophoren nach den Schuppen bei *Phelsuma madagascariense* (SCHMIDT, 84). Endlich hat LEYDIG (62) an *Vipera berus* beobachtet, daß das schwarze Pigment der Rückenhaut nicht an das Vorhandensein der Schuppen gebunden ist. Die Melanophoren sind, wie schon LEYDIG (60) bei *Anguis fragilis* ausdrücklich hervorgehoben hat, nur im bindegewebigen Anteil, niemals aber im knöchernen Teil der Schuppe vorhanden, was die späteren Autoren, besonders SCHMIDT vollkommen bestätigt haben.

Die übrigen Chromatophoren (Erythrophoren, Porphyrophoren, Phäophoren, Leukophoren) liegen gleichfalls in der subepidermoidalen Cutisschicht, entweder oberhalb der Melanophoren oder zwischen diesen verstreut. Ihre Menge ist nicht bedeutend, und nur an einzelnen Stellen stehen sie dichter und können dann zur Färbung beitragen. Die Phäophoren von *Uroplatus fimbriatus* sind von besonders ausgebildeten Guaninkörbchen umschlossen (SCHMIDT, 86).

In der Subcutis kommen nur ganz vereinzelte Chromatophoren vor. So hatte bereits BRÜCKE (14) beim Chamäleon das Eindringen von Guanophoren in die Subcutis beobachtet; neuerdings hat SCHMIDT (84) Melanophoren in der Subcutis von *Tarentola mauretanica* und KRAUSS (51) bei *Hatteria punctata* erwähnt.

Wie bei den anderen Tierstämmen, so sind auch bei den Reptilien die Pigmentzellen keineswegs auf die Haut allein beschränkt. LEYDIG (61, 62) fand, daß alle Blutgefäße, nicht nur die der Haut, in ihrer äußeren Hülle beträcht-

liche Mengen dunkler Chromatophoren enthalten. Ferner ist bei Eidechsen die Dura mater des Gehirns oft tiefschwarz; das gleiche gilt vom Bauchfell. Bereits Vrolik (107) hat beim Chamäleon Melanophoren auf der äußeren Oberfläche des Magens erwähnt. Ebenso sind die Mund-, Nasen- und Bauchhöhle, sowie die Zunge und Stammesmuskulatur mit reichlichem Pigment versehen. Hasse (42), Retzius (80) und Batelli (5) haben im Gehörorgan von Reptilien Melanophoren regelmäßig gefunden.

Eine besondere Erwähnung verdient die Pigmentierung einer bestimmten Stelle des Mittelhirns, die bei *Lacerta* und *Anguis fragilis* von Leydig (61) genauer beschrieben wurde. Schon bei ganz jungen, mit Ausnahme des Augenpigmentes noch vollständig weißen Embryonen tritt über dem Zwischenhirn in der Gegend des dritten Ventrikels ein „lebhaft schwarzer Punkt" hervor, der von dem sonst hellen Kopfe absticht. Für eine Zirbelanlage hält Leydig diesen Punkt nicht, aber er entspricht jener Stelle, „wo im späteren Scheitelbein das kreisrunde Loch sich befindet". Ueber dieser Stelle zeigt auch die Haut einen dunklen Fleck, von dem aus die dunkle Rückenlinie ihren Ursprung nimmt. Auch an jungen einjährigen Blindschleichen ist dieser Fleck zu sehen. Leydig vermutet, daß es sich um eine Stirndrüse, wie bei den Batrachiern handle. Aber trotzdem glaube ich, daß es sich hier um ein Parietalorgan handelt, zumal Nowikoff (71) bei *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis* in dem Parietalorgan zahlreiche, auf Licht reagierende Melanophoren gefunden hat.

2. Bau der Chromatophoren.

a) Melanophoren.

Nachdem die Melanophoren des Chamäleons von Brücke (13, 14) als baumförmig verästelte Zellen beschrieben worden waren, galt die Anschauung von Milne-Edwards (67, 68), daß es sich um verzweigte Kanäle handle, als endgültig widerlegt, obwohl später Studiati (95) noch einmal auf diese falsche Anschauung zurückkam. Die meisten Autoren (Pouchet, 78; Kerbert, 50; Batelli, 5; Osawa, 72; Braun, 12 u. a.) haben dieser Brückeschen Beschreibung nichts Neues hinzugefügt. Aber spätere Untersucher fanden, daß die Melanophoren doch vielgestaltiger seien, sowohl in den verschiedenen Körperregionen als auch bei den verschiedenen Tieren. Ganz abgesehen von dem verschiedenen Aussehen der Melanophoren bei den verschiedenen Expansionszuständen des Pigmentes, zeigt der Zellkörper eine verschiedene Grundform. In der Mehrzahl der Fälle erscheint er mehr oder weniger eiförmig oder elliptisch, wie Blanchard (8) zuerst bei *Lacerta ocellata* fand, bei welcher der Melanophorenkörper mit seiner langen Achse senkrecht steht, dessen Fortsätze nach oben gerichtet sind, was auch beim Chamäleon, sowie *Lacerta viridis* der Fall ist (Keller, 49). Neuerdings sind parallel zur Oberfläche stark abgeplattete Chromatophoren von Schmidt (83, 84) bei *Phelsuma madagascariense* (Fig. 84) und *Geckolepsis* (Fig. 85) beschrieben worden, deren mittlerer Teil aufgetrieben erscheint. Da sie ihre Fortsätze alle in einer Ebene aussenden, so bieten sie bei Aufsicht von oben ein sonnenförmiges Aussehen dar. Es handelt sich bei diesen Abplattungen offenbar um eine Anpassung an den geringen Raum, welcher zwischen dem Epithel und der Verknöcherung vorhanden ist. Aehnliche flache Zellen hat auch Krauss (51) bei *Lacerta serpa* beschrieben. Große runde Zellkörper besitzen die Melanophoren von *Ascalabotes mauretanicus* (Todaro, 100), die vereinzelten, mit wenigen kurzen Fortsätzen versehenen Melanophoren der Kehlgegend von *Lacerta ocellata* (Blanchard, 8), ferner die an Kleinhirnganglienzellen erinnernden Melanophoren von *Varanus griseus*, sowie die von *Uromastix acanthinurus* (Thilenius, 98). Endlich sind spindelförmige Melanophoren beschrieben worden. Dazu gehören die Melanophoren vom Schwanz von *Lacerta ocellata*, welche

sehr zart und verhältnismäßig lang sind, deren Zellkörper nur durch eine an der Unterseite der Zelle liegende schwache Verdickung erkenntlich ist. Spindelförmig sind ferner die Epidermischromatophoren von *Lacerta viridis, Coluber viridiflavus* (TODARO, 100), *Calotes jubatus* (KELLER, 49), welche bei jungen Tieren kugelig sind.

Auch die Größe der Melanophoren wechselt bei den verschiedenen Tieren, sowie nach den Hautbezirken und einzelnen Hautlagen. Im allgemeinen sind es Zellen von beträchtlicher Größe wie die des Chamäleons (POUCHET, 78; TODARO, 100; KELLER, 49). Als ungewöhnlich groß müssen die Melanophoren von *Uroplatus* gelten, deren Gesamtdurchmesser einschließlich der Fortsätze 230 μ und mehr beträgt (SCHMIDT, 86). Auch *Uromastix acanthinurus* hat verhältnismäßig

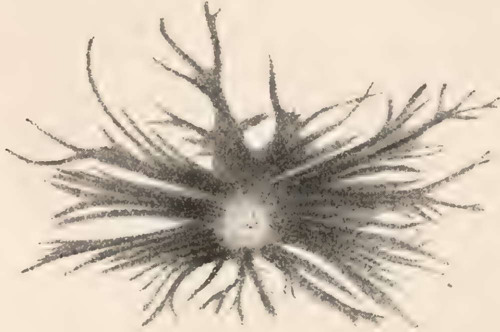


Fig. 84. *Phelsuma madagascariense.* Melanophore aus der oberen Lage des straffen Coriums der Rückenhaut mit hellem Sphärenbezirk. (Nach SCHMIDT.)

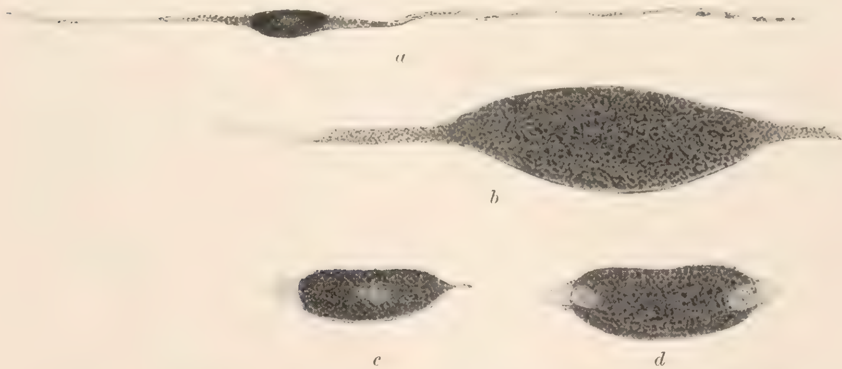


Fig. 85. *Geckolepsis.* Querschnitte durch Chromatophoren. *a* Zentrale Pigmentansammlung mit heller Sphäre, *b* ein Fortsatz zum Teil von Pigment entleert, *c* Kern und Sphäre sichtbar, *d* Embryo, Chromatophore mit 2 Kernen. (Nach SCHMIDT.)

große Melanophoren, die viel größer sind als jene von *Varanus griseus* (THILENIUS, 98). Die Größenschwankungen der Melanophoren an den verschiedenen Hautstellen eines Tieres kommen am klarsten durch die Messungen BLANCHARDS (8) an *Lacerta ocellata* zum Ausdruck. Auf der Spitze des Hauttuberkels des Rückens liegen die größten Zellen. Der Durchmesser des Zellkörpers beträgt 15 μ, und die Fortsätze erstrecken sich bis zu 120 μ; die Dicke einer Melanophore beträgt 70—75 μ. An den Rändern der Tuberkel sind die Melanophoren viel kleiner und in der Nähe der Furchen haben sie eine Dicke von etwa 5 μ. Die zarten Chromatophoren des Schwanzes haben eine Länge von 15—60 μ, während ihre Dicke selten 4 μ erreicht.

Die Verschiedenheit der Melanophorengröße in den verschiedenen Hautlagen ist bei *Tarentola maurentanica* sehr auffallend. Am kleinsten sind die Epidermismelanophoren, auch die in der Subcutis gelegenen sind klein, während die subepidermoidal gelegenen sehr groß sind. Ebenso sind auch die wenig verzweigten Epidermismelanophoren von *Phelsuma madagascariense* klein (Schmidt, 84). Endlich sei erwähnt, daß z. B. bei *Geckolepsis* die Melanophoren der Bauchschuppen meist wesentlich kleiner sind als die der Rückenschuppen (Schmidt, 83).

Die Fortsätze der Melanophoren sind gewöhnlich baumförmig verzweigt und erstrecken sich bei den in der subepidermoidalen Lage gelegenen Zellen in der Regel durch die Guanophorenschicht nach oben, über welcher sie ein dichtes Netzwerk bilden; sie reichen sogar häufig zwischen die Zellen des Rete Malpighii, ja sogar zwischen die äußeren Epidermiszellen. Diese von Milne-Edwards (67, 98) und Brücke (14) gemachten Beobachtungen wurden von den späteren Autoren nicht nur am Chamäleon, sondern auch an vielen anderen Reptilien bestätigt (Pouchet, 78; Leydig, 61; Studiati, 95; Todaro, 100; Braun, 12; Blanchard, 8; Batelli, 5; Keller, 49; Carlton, 18; Parker, 74; Thilenius, 98; Schmidt, 84, 86). Dagegen finden sich auf der den tieferen Cutisschichten zugewendeten Seite keine oder nur ganz vereinzelte kurze Fortsätze, wie Keller (49) am Chamäleon beobachtet hat. Die Zahl der aus dem Zellkörper entspringenden Fortsätze ist verschieden. Bei *Lacerta ocellata* (Blanchard, 8) entspringen vom Zellkörper zwei bis drei nach oben gerichtete Fortsätze, welche oft die einzigen bleiben, oft aber teilen sie sich vielfach. Manchmal entspringen alle Fortsätze von einem Punkte des Körpers, manchmal von verschiedenen Punkten und ziehen senkrecht nach oben zur oberen Grenzschicht der Cutis oder sogar bis in die Epidermis. Bei *Anolis carolinensis* (Carlton, 18) entspringen aus jeder Melanophore sechs bis sieben Fortsätze, die sich, je näher sie zur Epidermis kommen, immer mehr verästigen und dann ein dichtes Maschenwerk bilden.

Die Länge und Dicke der Fortsätze ist sehr verschieden. Blanchard (8) beobachtete bei *Lacerta ocellata* solche bis zu 120 μ Länge und 3—4 μ im Durchmesser. Zellen mit weitverästigten Fortsätzen haben die Eidechsen (Leydig, 61); ferner gehören zu diesem Typus die im unteren Teil der Pigmentschicht gelegenen Melanophoren von *Ascalabotes mauretanicus* (Todaro, 100), die Epidermismelanophoren der Ringelnatterembryonen (Zenneck, 119). Ein zweiter Typus ist jener mit wenigen kurzen, meist auch wenig verzweigten Fortsätzen; solche Melanophoren finden sich in der obersten Cutislage von *Ascalabotes mauretanicus* (Todaro, 100), in der Kehlgegend von *Lacertu ocellata* (Blanchard, 8), in der Epidermis von *Phelsuma madagascariense* (Schmidt, 84), sowie in den tieferen Cutislagen von *Varanus griseus* (Thilenius, 98).

Einen anderen Typus von Melanophoren besitzt z. B. *Geckolepsis* (Schmidt, 83) und *Phelsuma madagascariense* (Schmidt, 84), wo sämtliche Fortsätze in einer zur Hautoberfläche parallel gelegenen Ebene radienartig angeordnet sind, die sich nur selten übereinander schieben.

Die Fortsätze des Chamäleons endigen nach Kellers (49) Beschreibung mit einer leichten Anschwellung, während die von *Lacerta ocellata* abgerundete Spitzen oder ausgefranste Enden haben (Blanchard, 8). Trotzdem die Endverzweigungen der Melanophorenfortsätze oft sehr dichtgelagerte Netze bilden, so ist doch bis jetzt von allen Autoren, abgesehen von einer Ausnahme, ein Zusammenhang der Fortsätze benachbarter Melanophoren nicht gefunden worden (Keller, 49; Carlton, 18; Thilenius, 98; Schmidt, 84). Keller gibt an, daß sich die Fortsätze beim Chamäleon bis zur Berührung nähern, ohne miteinander zu verschmelzen. Dagegen erwähnt Schmidt (83), daß die Fortsätze der Melanophoren im straffen Corium von *Geckolepsis* sich mit denen benachbarter Zellen verbinden.

Das Vorhandensein pigmentfreier Fortsätze mit zurückgebliebenen einzelnen Reihen von Pigmentkörnchen wurde bereits von BRÜCKE (14) am Chamäleon beobachtet und später von KELLER (49) am Chamäleon und *Lacerta viridis*, von CARLTON (18) an *Anolis carolinensis* und SCHMIDT (83) an *Geckolepsis* bestätigt. Die Fortsätze bestehen aus einer hyalinen Grundsubstanz, welche sich gewöhnlich nicht färben läßt, und die nach KELLERS (49) Angabe beim Chamäleon eine feine Längsstreifung zeigen soll. SCHMIDT (86) hat zwar gleichfalls an den Fortsätzen der Melanophoren von *Uroplatus* eine Streifung gesehen, die er aber auf die parallele Reihenanordnung der Pigmentkörnchen bezieht, welche an den Enden der Fortsätze besonders dicht angehäuft liegen. An pigmentfreien Fortsätzen von *Geckolepsis* konnte SCHMIDT (83) aber keine feinere Struktur wahrnehmen.

Die Untersuchungen über die feinere anatomische Struktur der Melanophoren haben ergeben, daß in den Zellen Kerne vorhanden sind, welche in einigen Fällen an ungebleichten, in anderen Fällen erst an gebleichten Präparaten erkannt werden konnten (POUCHET, 78; TODARO, 100; BLANCHARD, 8; KELLER, 49; ZENNECK, 119; CARLTON, 18; KRAUSS, 51; SCHMIDT, 83, 84, 86). Bei den meisten Melanophoren wurde ein Kern gefunden, aber bei *Uroplatus* (SCHMIDT, 86), *Phelsuma* und bei vereinzelten Zellen von *Geckolepsis* kommen zwei Kerne vor (SCHMIDT, 83). Die Kerne lassen sich mit Karmin oder Hämatoxylin färben (BLANCHARD, 8; KELLER, 49; CARLTON, 18; SCHMIDT, 84, 86). Die verhältnismäßig großen Kerne haben eine runde oder eiförmige Gestalt, beim Chamäleon sollen sie eine Vertiefung besitzen, so daß sie nieren- oder hufeisenförmig aussehen (KELLER, 49). Der Kern der Melanophoren von *Lacerta viridis*, *Lacerta muralis* und *Coluber viridiflavus* wird als bläschenförmig beschrieben (TODARO, 100; KRAUSS, 51). Die Kerne liegen meistens zentral, in den subepidermoidalen Melanophoren von *Tarentola mauretanica* und *Uroplatus fimbriatus* aber im unteren Teil der Zelle (SCHMIDT, 84, 86). Bei *Geckolepsis* ragen die Kerne aus den Pigmentmassen heraus (SCHMIDT, 83). In den Kernen der Melanophoren von *Uroplatus* hat SCHMIDT (86) ein sehr feines, dichtes Chromatingerüst beschrieben.

In der Grundsubstanz der Melanophoren des Chamäleons hat KELLER (49) eine kleine pigmentfreie Stelle, welche sich in der Gegend der Einziehung des Zellkerns befindet, als Attraktionssphäre gedeutet, ein Centriol konnte er zwar nicht mit Sicherheit erkennen, aber er fand in der Mitte der Sphäre ein stark lichtbrechendes, sich stark färbendes großes Korn, das als Centriol gedeutet werden muß. Leichter ist die Sphäre und das Centriol bei *Calotes jubatus* zu beobachten. Bei beiden Tieren zeigen die Melanophoren eine gegen die Sphäre zu konvergierende Anordnung des Pigmentes, und bei *Calotes* zeigte sich manchmal sogar eine vom Centriol ausgehende radiäre Plasmastrahlung (KELLER, 49). Genauer untersucht und sehr gut abgebildet hat SCHMIDT (83, 84, 86) die Sphären (Fig. 86 und 87); bei *Phelsuma madagascariense* ist in der Mitte der Melanophore ein dunkler Fleck zu sehen, der als Sphäre gedeutet wird. Deutlicher ist die kugelige Pigmentansammlung um die Sphäre von *Uroplatus* zu sehen; ein Centriol wurde allerdings auch hier nicht gefunden, dafür war aber die radiäre Pigmentstrahlung ziemlich deutlich zu erkennen, welche sich nicht in die Fortsätze erstreckt. Sehr scharf tritt die Sphäre in den Melanophoren von *Geckolepsis* hervor. Bei mittlerer Pigmentballung erscheint die Sphäre als heller Fleck, der von einer sehr dichten Pigmentansammlung umgeben ist; bei vollständiger Pigmentexpansion verschwindet dieser Pigmentring, so daß dann die Sphäre schwer zu erkennen ist, dagegen tritt sie bei maximaler Pigmentballung als ein zentraler heller Fleck in den kleineren Zellen deutlich hervor. Manchmal ist die Sphäre nicht kugelig, sondern parallel zur Oberfläche abgeplattet, wodurch ähnliche Formen entstehen, wie sie ZIMMERMANN als Zentralstäbe bei Knochenfischen (Fische, s. p. 1388) beschrieben hat. SCHMIDT (83) hat auch dreieckige und doppelte Sphären gesehen. Ein Stäbeskelett, wie es FRANZ

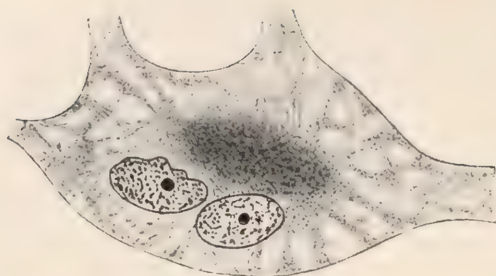


Fig. 86a. *Uroplatus fimbriatus.* Gebleichte Melanophore mit 2 Kernen, zentraler Pigmentansammlung und radiärer Strahlung. (Nach Schmidt.)



Fig. 86 b. *Uroplatus fimbriatus.* Melanophore mit pigmentarmen Zellkörper. Zentrale Körnchenansammlung mit radiären Körnchenreihen, in den Chromorhizen stellenweise Reihenanordnung. Kern deutlich. (Nach Schmidt.)

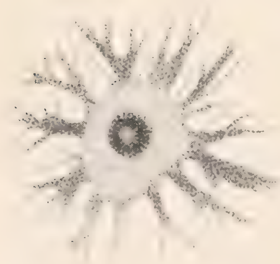


Fig. 87a.

Fig. 87a. *Geckolepsis.* Chromatophore der subepidermoidalen Schicht, mittlere Pigmentexpansion, zentrale Sphäre von dunklem Pigmentring umgeben. (Nach Schmidt.)

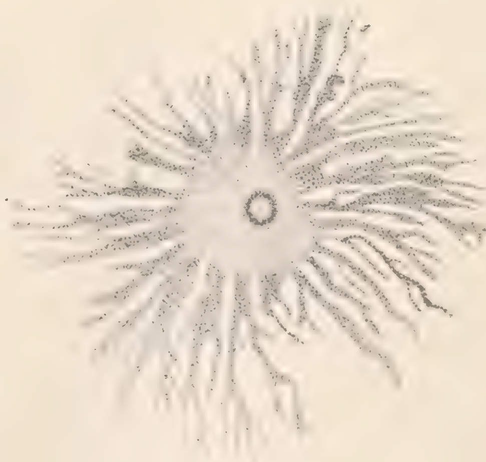


Fig. 87b.

Fig. 87b. *Geckolepsis.* Chromatophore der subepidermoidalen Schicht, stärkere periphere Pigmentexpansion radiäre Pigmentanordnung. (Nach Schmidt.)

bei Crustaceen und Fischen (s. p. 1302 und 1388) beschrieben hat, konnte SCHMIDT nicht finden.

In dem Plasma der Melanophoren findet sich das körnige dunkle Pigment in verschieden großen Mengen, so sind z. B. die Melanophoren von *Lacerta ocellata* dicht mit Pigment erfüllt (BLANCHARD, 8), während die Epidermismelanophoren von *Phelsuma madagascariense* und *Tarentola mauretanica* einen sehr geringen Pigmentgehalt besitzen, weshalb diese Melanophoren auffallend hell erscheinen.

b) Xanthophoren.

Ueber die Histologie der Xanthophoren liegen nur sehr spärliche Angaben von POUCHET (78) und KELLER (49) vor. Beim Chamäleon sind die über den Melanophoren gelegenen Xanthophoren an mit Kreosot aufgehellten Präparaten schlecht zu erkennen, aber nach Einwirkung von Alkali auf vorher mit Säuren behandelte Hautstücke treten sie deutlich als rötlichgelbe Zellen mit nach der Epidermis gerichteten Fortsätzen hervor. POUCHET hat den Kern der Zellen nur vermutet, aber KELLER erwähnt die Gegenwart eines großen Kernes. Die Größe der Zellen fand KELLER sehr wechselnd, weshalb er annimmt, daß die Zellen vielleicht kontraktil seien. POUCHET erwähnt unter den Spitzen der Hauttuberkel des Chamäleons gelbe Pigmentkörner, die eine Größe von mehr als 2,5 μ besitzen. Die Xanthophoren von *Lacerta viridis* beschreibt KELLER (49) als körnige Zellen mit einem diffusen Farbstoff, und BRAUN (12) begnügt sich damit, bei *Lacerta Lilfordi* oberflächlich gelegene sternförmige gelbe Pigmentzellen zu erwähnen.

Allerdings besteht zwischen den Xanthophoren POUCHETs und denen von KELLER insofern ein prinzipieller Unterschied, als POUCHET den Inhalt seiner Xanthophoren als ein Lipochrom bezeichnet, während die KELLERschen Xanthophoren Guaninkalk enthalten sollen. Ich vermute deshalb, daß die KELLERschen Xanthophoren nichts weiter sind als etwas stärker gelb gefärbte Guanophoren und gar keine eigene Benennung verdienen.

c) Phäophoren.

Die Phäophoren wurden bisher nur von SCHMIDT (86) an *Uroplatus fimbriatus* beschrieben als gelbbraune Zellen mit kurzen Verzweigungen. Ihre Größe beträgt nur 15—20 μ, sie sind also klein gegenüber den sonst sehr großen Melanophoren. Sie besitzen stets nur einen mit Hämatoxylin färbbaren Kern, welcher dem unteren Rande der Zelle genähert ist, während in der Mitte der Zelle eine von Körnchen freie Stelle liegt, welche der Sphäre entsprechen dürfte. Von allen anderen Chromatophoren unterscheiden sich die Phäophoren vor allem „durch die Größe

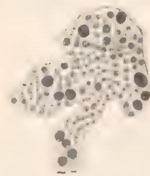


Fig. 88 a.



Fig. 88 b.

Fig. 88 a. *Uroplatus fimbriatus.* Phaeophore mit verschieden großen Granulis. (Nach SCHMIDT.)

Fig. 88 b. *Uroplatus fimbriatus.* Phaeophore mit mittelgroßen Granulis. (Nach SCHMIDT.)

ihrer Granula“. Die größten messen mehr als 2 μ, die kleinsten haben die Größe der Pigmentkörnchen der Melanophoren, wobei die Granula nicht nur in verschiedenen Zellen, sondern auch innerhalb einer und derselben Zelle sehr beträchtliche Größenunterschiede zeigen (Fig. 88). Die größten Granula zeigen in der Mitte einen Kern, der darauf hindeutet, daß ein Wachstum der Granula durch Apposition neuer Substanz stattfindet. Die Farbe der Granula schwankt zwischen

Mattgelb, Orangerot bis Bräunlichrot, manchmal sind sie blaßrot. Das Pigment ist kein Lipochrom, es unterscheidet sich auch, wie später bei der Chemie der Pigmente ausgeführt werden wird, von dem schwarzen Melanin, dem es allerdings verwandt zu sein scheint. Nach Schmidt stellen die Phäophoren vielleicht einen Uebergang zu den gleich zu besprechenden Porphyrophoren dar.

d) Erythrophoren, Porphyrophoren.

Als Erythrophoren möchte ich jene Chromatophoren bezeichnen, welche ein rotes Lipochrom enthalten. Daß rote Lipochrome bei Reptilien vorkommen, geht daraus hervor, daß die orange bis rote Färbung am Bauche von *Lacerta vivipara* in Alkohol sich verliert (Leydig, 61). Ebenso wird die rote Kehlwamme von *Anolis nebulosus* in Alkohol gelb (Sumichrast, 96). Alle anderen rot gefärbten Zellen, welche keine Lipochrome enthalten, wären unter der Gruppe der Porphyrophoren zusammenzufassen, zu denen auch die Erythrophoren Kellers (49) und Thilenius' (98) ihrem chemischen Verhalten nach zu zählen wären.

Ueber das histologische Verhalten der von mir als Erythrophoren bezeichneten Chromatophoren ist bei Reptilien nichts bekannt.

Keller (49) beschreibt die roten Pigmentzellen des Chamäleons als den Melanophoren ganz ähnlich gestaltete verzweigte Zellen, die gewöhnlich aber kleiner sind. Ihr körniger Inhalt läßt gelegentlich die Verwandtschaft mit den Melanophoren erkennen, indem es Zellen gibt, die neben dem braunen Pigment nur wenig rotes enthalten, sowie Zellen, in denen neben rotem Pigment nur wenige braune Körnchen vorkommen. Bei *Agama inermis* (Thilenius, 98) sind die roten Pigmentzellen wenig gelappt und größer als die Leukophoren.

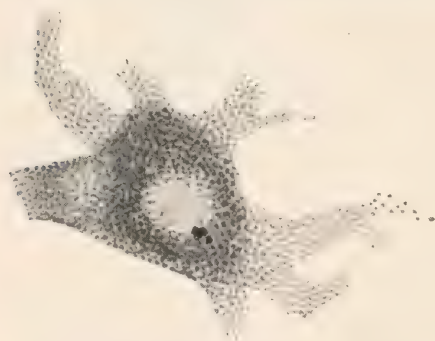


Fig. 89. *Phelsuma madagascariense.* Prophyrophore mit hellem Sphärenbezirk. (Nach Schmidt.)

Die genauere histologische Untersuchung der bei *Phelsuma madagascariense* reichlich vorhandenen Porphyrophoren verdanken wir Schmidt (83, 84), welcher sie auch abgebildet hat (Fig. 89 und 90). Wegen ihrer mehr rotvioletten Purpurfärbung nennt er diese Chromatophoren Porphyrophoren; sie treten erst nach der Entfernung der Guanophoren deutlich hervor. Es sind baumförmig verzweigte

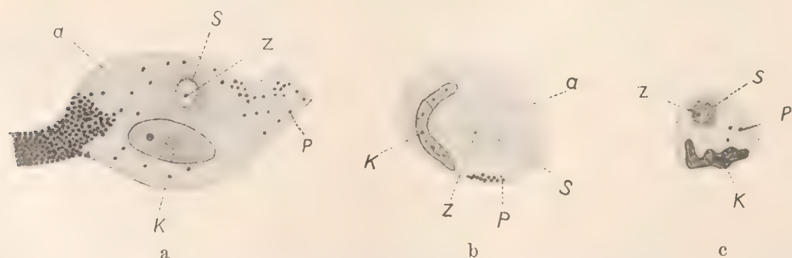


Fig. 90. *Phelsuma madagascariense.* Schnitte durch Porphyrophoren. *K* Kern, *Z* Zentriol, *S* Sphäre-Centrosoma, *a* Strahlung angedeutet, *P* Pigmentkörnchen. (Nach Schmidt.)

Zellen, deren Zellkörper ohne Ausläufer 15—20 μ mißt. Bei *Uroplatus* (Schmidt, 86) kommen ähnliche Zellen, aber mit feinkörnigem karminroten Inhalt vor, welche längere Fortsätze haben als die Phäophoren. Die bei *Phelsuma madagascariense* im unteren Zellabschnitt liegenden, fast immer in Zweizahl vorhandenen Kerne sind mehr oder weniger eingedellt, weshalb sie im Schnitt sichelförmig erscheinen. Sie zeigen eine mit Eisenhämatoxylin färbbare Kernmembran, während der Kern selbst sich nur schwach färbt, nur der Nucleolus zeigt selten kleine Chromatinkörnchen. Oft sind die Kerne stark gefaltet oder gelappt. Es kann zu einer vollkommenen Zerschnürung der Kerne kommen, wodurch dann zwei Kerne vorhanden sind, wie es Zimmermann bei Fischen beschrieben hat (s. p. 1386). *Phelsuma lineatum* hat einen scheibenförmigen Kern. Das sehr helle und durchsichtige Cytoplasma ist ungekörnt und nimmt keine Farbstoffe an. Die bei *Phelsuma madagascariense* im oberen Abschnitt der Zelle gelegene kugelförmige oder elliptische Attraktionssphäre hat einen Durchmesser von 5 μ und läßt zuweilen das kleine punktförmige Centriol erkennen. Von der Sphäre geht eine Protoplasmastrahlung aus, die sich aber nicht in die Fortsätze erstreckt. *Phelsuma lineatum* zeigt zwar keine deutliche Sphäre, aber ein deutliches Centriol. Bei *Phelsuma madagascariense* enthalten die Porphyrophoren die großen purpur gefärbten Pigmentkörner, welche gegen die Mitte der Zelle zu feiner werden; im Inneren der Zelle ist eine vollkommen pigmentfreie Stelle. Bei *Phelsuma laticauda* enthalten die Zellen an Stelle des purpurnen Pigmentes ein hellbraunes, und bei *Phelsuma madagascariense* wurden auch hellblaue Pigmentkörner beobachtet. Direkte Uebergangsformen zu den Melanophoren hat Schmidt aber nicht gesehen.

e) Leukophoren.

Die von Keller (49) beim Chamäleon, von Osawa (72) bei *Hatteria punctata* von Carlton (18) bei *Anolis carolinensis*, von Thilenius (98) bei *Agama inermis*, sowie von anderen Autoren erwähnten verzweigten weißen Pigmentzellen sind heute als eigene Chromatophorenart nicht mehr existenzberechtigt, da sie sich in keinem Punkte prinzipiell von den Guanophoren unterscheiden, weil auch ihr Inhalt Guanin bzw. Guaninkalk ist.

f) Farblose Zellen.

Bei *Voeltzkowia mira* beschreibt Schmidt (82) farblose Pigmentzellen mit sehr feinkörnigem, ganz schwach gefärbtem Pigment, das erst bei stärkerer Vergrößerung deutlich wird. Die wenigen spärlich verzweigten Ausläufer bleiben gleich dick; sie sind parallel zur Hautoberfläche angeordnet. Mit

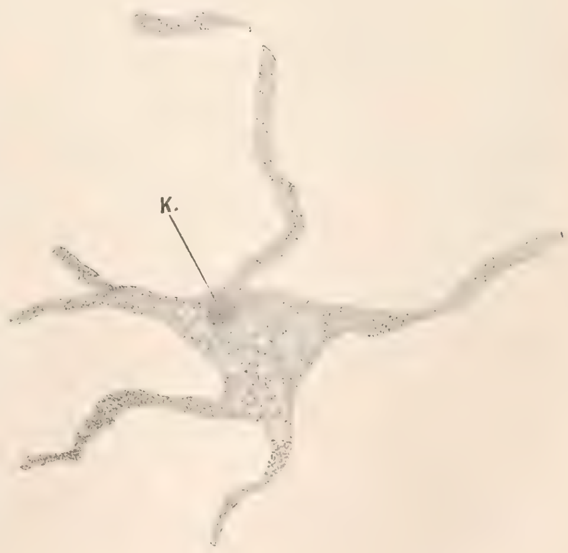


Fig. 91. *Voeltzkowia mira.* Farblose Pigmentzelle aus den oberen Schichten des straffen Coriums, *K* Kern. (Nach Schmidt.)

Thionin färben sich die Zellen schwach grünlichblau, ihr exzentrisch gelegener Kern schwach blau (Fig. 91). In Uebereinstimmung mit Schubergs Befunden am Axolotl (s. p. 1484) hält auch Schmidt diese Zellen für modifizierte echte Pigmentzellen.

g) Guanophoren.

Unter diesem von Schmidt (84) eingeführten Namen für alle Guanin enthaltenden Färbungselemente werden die Interferenzzellen Brückes (14), die Iridocyten Pouchets (78) und die Ochrophoren und Leukophoren Kellers (49) und der übrigen Autoren zweckmäßig zusammengefaßt.

Die Form der Guanophoren wird von den einzelnen Autoren sehr verschieden beschrieben, was wohl zum Teil darauf zurückzuführen ist, daß die Guanophoren bei verschiedenen Tieren eine verschiedene Form besitzen, aber wohl auch davon herrührt, daß bei der dichten Lagerung der Guanophoren an den untersuchten Hautstellen ein genaues Erkennen der Formverhältnisse erschwert, oder sogar unmöglich wurde. Brücke (14) beschreibt sie als platte, meist sechseckige, fünfeckige, selten vier- oder dreieckige Gebilde mit meist geraden Seiten, Pouchet (78) findet bei *Lacerta viridis* oft verzweigte Formen, Keller (49) nennt sie große längliche Gebilde von scholliger Form mit fein granuliertem Inhalt, die in den unteren Lagen rundlich, in den oberen Lagen mit Spitzen reichlich versehen sind. Offenbar handelt es sich in diesen Beschreibungen darum, daß die Autoren nur Teile der Zellen, aber nicht die ganzen Zellen richtig gesehen haben, ebenso wie Carlton (18), der bei *Anolis carolinensts* das Ochrophorenpigment als in Klumpen angeordnet beschreibt, deren Beziehung zu den Zellen nicht sichergestellt werden konnte. Das gilt wahrscheinlich auch von der Beobachtung Thilenius' (98), welcher die Guanophoren von *Varanus griseus* als große, in der oberen Lage rundlich in der tiefen Lage zu verschiedenen Formen verzerrte Zellen beschreibt. Erst Blanchard (8) hat die Guanophoren der Cutis von *Lacerta ocellata* als breite flache verzweigte Zellen erkannt, deren Fortsätze oft miteinander anastomosieren. Auf Vertikalschnitten erscheinen sie als mehr oder weniger abgerundete Körner oder Tafeln von ansehnlicher Länge. Zu ganz ähnlichen Ergebnissen ist Schmidt (84—86) gekommen bei der Untersuchung der Guanophoren von *Gerrhosaurus nigrolineatus*, *Zonosaurus madagascariensis* Gray, *Phelsuma madagascariense* und *lineatum* sowie *Uroplatus fimbriatus* und *Teratoscincus scincus*. Alle diese Saurier haben außerordentlich reich verzweigte Guanophoren, wie Fig. 92 zeigt. Sowohl die kantig umrissenen Fortsätze als auch der Zelleib zeigen tiefe Einschnitte und gelegentlich sogar „lochartige Durchbohrungen". Schon Brücke (14), Pouchet (78) und Keller (49) hatten gefunden, daß sie das Irisieren ihrem körnigen Inhalt verdanken. Nach Keller sind die Guanophoren des Chamäleons im auffallenden Licht blauweiß, im durchfallenden gelbbraun. Ebenso verhalten sich auch die Guanophoren der von Schmidt untersuchten Saurier, nur daß noch lebhaft blaugrüne, rote und blaue Farbentöne im durchfallenden Licht unter dem Mikroskop beobachtet wurden.

Die Größe der Guanophoren des Chamäleons wird von Brücke (14) auf 13 bis 32 μ im Durchmesser angegeben, bei *Lacerta ocellata* im Mittel auf 30—40 μ, doch schwankt ihre Größe beträchtlich; die durchschnittliche Dicke beträgt 4 μ (Blanchard, 8).

Die Fortsätze der verschiedenen Guanophoren zeigen verschiedene Formen. Im allgemeinen zeigen die Guanophoren sehr reichliche Fortsätze, wobei die Fortsätze benachbarter Zellen sich übereinander schieben und sich gegenseitig durchflechten, wodurch ein dichtes Maschenwerk entsteht. Das ist z. B. bei *Phelsuma lineatum* der Fall, wo die mannigfaltig gewundenen und gelappten kantigen Fort-

sätze den Hauptteil der Zelle darstellen, denen gegenüber der Zellkörper in den Hintergrund tritt. Dabei liegen die Fortsätze in verschiedenen Ebenen, indem sie sich nach den Seiten und nach oben wenden (SCHMIDT, 84). Einen anderen Typus stellen die Guanophoren von *Teratoscincus scincus* (SCHMIDT, 86) dar. Die reichlich verästelten Zellen haben leicht gekrümmte, kantig konturierte Fortsätze, die in der Mehrzahl in tropfenartige Stücke zerfallen zu sein scheinen (Fig. 93), was nach SCHMIDTs Auffassung für eine Beweglichkeit des Zellinhaltes sprechen soll. Bei *Gerrhosaurus nigrolineatus* HALLOW (SCHMIDT, 85) sind die zahlreichen Fortsätze der Guanophoren lang und dünn, während sie bei den auf den Bauchschuppen von *Lacerta ocellata* gelegenen Zellen nur wenige und kurz sind (BLANCHARD, 8).

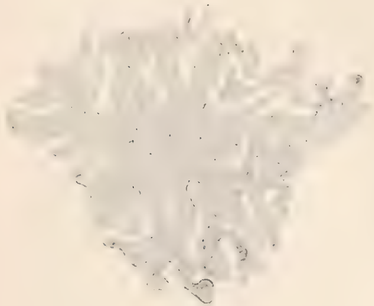


Fig. 92.



Fig. 93.

Fig. 92. *Phelsuma lineatum.* Flächenansicht eines Stückchens der Guanophorenschicht aus einer Rückenschuppe von der Schwanzbasis. (Nach SCHMIDT.)

Fig. 93. *Teratoscincus scincus.* Guanophore aus einer Rückenschuppe. (Nach SCHMIDT.)

Der Inhalt der weißen Guanophoren von *Lacerta vivipara* wurde von LEYDIG (60) als eine gleichmäßige nicht körnige, wie erstarrt aussehende Masse beschrieben, ebenso findet POUCHET (78) in den Guanophoren von *Lacerta viridis* eine homogene, stark lichtbrechende Grundsubstanz, während die Guanophoren des Chamäleons fein granuliert sind (KELLER, 49); an einer anderen Stelle nennt KELLER den Zellinhalt schollig, bei *Calotus jubatus* ist er „lappig" durch Verschmelzung der einzelnen Schollen. *Lacerta ocellata* (BLANCHARD, 8) enthält in seinen Guanophoren kristallinische Plättchen, welche alle möglichen Schillerfarben zeigen. Sehr grobkörnig ist der Inhalt der im auffallenden Licht weiß erscheinenden nicht irisierenden Guanophoren von *Uroplatus fimbriatus* (SCHMIDT, 86), während der von *Gerrhosaurus nigrolineatus* nur als körnig bezeichnet wird. Bei *Phelsuma lineatum* (SCHMIDT, 84) zeigen die Guanophoren entweder einen homogenen, wie erstarrt aussehenden Inhalt, oder einen von verschieden feiner Granulierung bis zu deutlichen stark lichtbrechenden Körnern. Da der Zellinhalt bei *Phelsuma lineatum* und *Uroplatus fimbriatus* ganz gleichmäßig in der Zelle verteilt ist (SCHMIDT, 84, 86), so glaubt SCHMIDT, daß dieser Befund gegen eine Beweglichkeit der Zelle spricht.

Die Kerne der Guanophoren wurden zuerst von BRÜCKE (14) beim Chamäleon gesehen, allerdings sind sie nicht immer zu sehen. Es sind große rundliche, exzentrisch gelegene Gebilde, die auch bei *Calotes jubatus* (KELLER, 49), *Anolis carolinensis* (CARLTON, 18), *Varanus griseus* (THILENIUS, 98) gefunden wurden. Kleine Kerne von 3—4 μ Durchmesser zeigen die Guanophoren von *Lacerta ocellata* (BLANCHARD, 8) sowie *Phelsuma lineatum*, wo der erst auf Schnitten sichtbare

kugelige oder elliptische Kern gewöhnlich in dem der Epidermis abgewendeten Teile der Zelle zu liegen pflegt. Bei *Uroplatus* (SCHMIDT, 86) ist der Kern der Guanophoren wie bei den meisten anderen Reptilien von dem körnigen Zellinhalt dicht umschlossen.

3. Formveränderung der Chromatophoren beim Farbenwechsel.

Das mikroskopische Bild der Melanophoren zeigt beim Farbenwechsel auffallende Verschiedenheiten, je nachdem man die Melanophoren einer hellen oder dunklen Hautstelle untersucht, wie alle Forscher seit BRÜCKE (14) beobachtet haben. In den dunkel gefärbten Tuberkeln des Chamäleons reichen die pigmentgefüllten Fortsätze bis unter die Epidermis und erscheinen reichverzweigt, während in den hellen Tuberkeln die Fortsätze stark verkürzt oder scheinbar verschwunden sind, wobei der Zellkörper angeschwollen erscheint. In einzelnen Fortsätzen bleiben aber auch nach der Pigmentretraktion noch vereinzelte Reihen dunkler Pigmentkörnchen zurück. Diese Beobachtungen BRÜCKEs wurden von den späteren Forschern bestätigt, und zwar am Chamäleon und *Calotes jubatus* von KELLER (49), an Eidechsen von LEYDIG (60, 62), welcher die Retraktion und Expansion an abgetrennten Hautstücken von *Lacerta vivipara* beobachtete, ferner von CARLTON (18) an *Anolis carolinensis* und anderen Forschern. Wenn die Pigmentexpansion vollkommen ist, erscheinen die Zellen hellbraun und reichverästelt. In dem Maße als das Pigment sich retrahiert, wird der Zellkörper immer dunkler bis schwarz. Die verschiedenen Stadien der Pigmentballung zeigt die Fig. 94, welche Melanophoren von *Tarentola mauretanica* darstellt (SCHMIDT, 84). Man erkennt, daß die Pigmentretraktion nicht an allen Fortsätzen gleich stark ist, sondern verschieden weit fortgeschritten ist, so daß neben kurzen noch lange pigmenterfüllte Fortsätze vorhanden

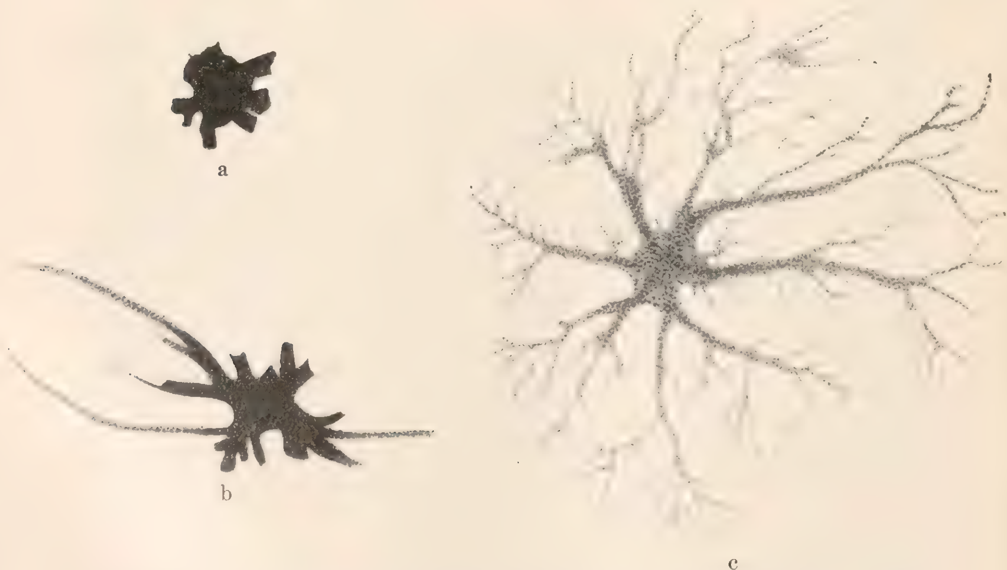


Fig. 94. *Tarentola mauretanica.* Melanophoren aus dem straffen Corium. a maximale Pigmentballung, b mit vereinzelten Ausläufern, c Expansion des Pigmentes. (Nach SCHMIDT.)

sind. Viele Fortsätze erscheinen nicht rund, sondern quer abgeschnitten, und an manchen Stellen, wo pigmentreiche und pigmentarme Stellen aneinander stoßen, tritt eine Verschmälerung der Fortsätze auf, die SCHMIDT als eine Volumsverminderung infolge des Abströmens der Pigmentkörnchen ansieht.

Schon KELLER (49) war es aufgefallen, daß in den expandierten Melanophoren des Chamäleons die Pigmentkörnchen in den Fortsätzen dichter gedrängt sind als im Zellkörper. Die Verteilung der Pigmentkörnchen in der Zelle kann sehr weitgehende Unterschiede zeigen. Bei den Melanophoren von *Uroplatus fimbriatus* (SCHMIDT, 86) ist der Zellkörper heller und pigmentärmer als die Fortsätze, bei weiter fortschreitender Expansion wird das Zentrum der Zelle immer heller, und bei maximaler Expansion wird der Zellkörper und sogar auch die Verzweigungen der Fortsätze unsichtbar, indem sich alles Pigment in den äußersten Enden der Fortsätze angesammelt hat, die wie isolierte dunkle Flecke oder Punkte erscheinen. Selbst bei den Melanophoren ein und derselben Schuppe können sehr verschiedene Expansionsstadien vorhanden sein, wie SCHMIDT (83) an *Geckolepsis* beobachtet hat. Bei den Melanophoren von *Varanus griseus* und *Uromastix acanthinurus* konnte THILENIUS (98) zwar eine vollkommene Pigmentexpansion, aber keine vollkommene Ballung beobachten, dagegen war eine solche bei *Agama inermis* vorhanden. Wahrscheinlich sind die unvollständigen Pigmentballungen nur darauf zurückzuführen, daß THILENIUS zufällig Hautstellen untersuchte, bei denen noch nicht die maximale Aufhellung eingetreten war, sei es, daß diese am ganzen Tier noch nicht erreicht oder an diesen Stellen noch nicht vorhanden war, da auch bei den Reptilien nicht alle Hautstellen eine gleich schnelle Farbenänderung zeigen.

Wir haben nun die für die Physiologie des Farbenwechsels sehr wesentliche Frage zu beantworten: welcher der beiden Zustände in der Pigmentverteilung entspricht dem Ruhezustand der Zellen und welcher dem aktiven? BRÜCKE (14) hatte auf Grund direkter elektrischer Hautreizungen beim Chamäleon, wobei eine Aufhellung der vorher dunklen Haut eingetreten war, angenommen, daß der aktive Zustand der Melanophoren der der Pigmentballung sei, trotzdem auf Belichtung eine Pigmentexpansion eintritt. Dieser Auffassung BRÜCKEs haben sich nur KRUKENBERG (54) und THILENIUS (98) angeschlossen. Dagegen nahmen v. BEDRIAGA (6), DE FILIPPI (26) und CARLTON (18) an, daß für die von ihnen untersuchten Tiere *Lacerta, Stellio caucasicus* und *Anolis carolinensis* die Pigmentexpansion den aktiven Zustand der Zellen darstellt. Da sich diese Annahme aber nur auf das Verhalten der Melanophoren bei Belichtung stützt, so kann natürlich dieser Umstand allein für die Beurteilung der ganzen Frage nicht von ausschlaggebender Bedeutung sein, da es sich bei der Lichtwirkung um komplizierte Reflexmechanismen handelt, bei denen auch Hemmungen im Spiel sein dürften, wie ich später noch ausführlich auseinandersetzen werde. Eine andere Reihe von Forschern, z. B. KELLER (49), nimmt, wohl beeinflußt von POUCHET (78), an, daß sowohl die Expansion als die Retraktion des Pigmentes aktive Stadien sind, daß also ein mittlerer Ballungszustand der Ruhe entsprechen müßte. Ich habe in der ganzen Literatur keinen einzigen Versuch gefunden, der eine so komplizierte Annahme beweisen würde. Vollkommen absurd ist aber BERTS (7) Vorstellung, daß die Pigmentretraktion einmal ein Zeichen höchster Erregung, ein andermal aber der absoluten Ruhe ist. Hier erübrigt sich jede Diskussion.

So viel ist aber sicher, daß die Frage, welches der aktive Zustand der Melanophoren bei Reptilien ist, bisher nicht eindeutig entschieden ist und auch niemals entschieden werden kann durch Versuche, welche komplizierte Reflexakte darstellen. Hier sind unbedingt neue Versuche mit isolierter Reizung der Melanophoren nach vollständiger Ausschaltung des gesamten Nervensystems erforderlich.

Daß diese entscheidenden Versuche nicht ganz leicht einwandsfrei anzustellen sein werden, liegt auf der Hand, denn man müßte sicher sein, daß die Chromatophoren sich vor Anstellung der Versuche nicht in einem Zustand tonischer Erregung befinden, da durch den Chromatophorentonus die Entscheidung der Frage wesentlich kompliziert wäre. Trotzdem eine einwandfreie experimentelle Entscheidung dieser Frage in dem angedeutetem Sinne noch nicht vorliegt, glaube ich doch auf Grund aller in den späteren Kapiteln zu besprechenden Tatsachen annehmen zu müssen, daß auch bei den Reptilien die Pigmentexpansion dem Ruhezustand und die Retraktion dem Erregungszustand der Melanophoren entspricht.

Ueber die Formveränderung der Xanthophoren bei den Reptilien liegen genauere Angaben in der Literatur bisher nicht vor. Pouchet (78) hat weder an lebenden Chamäleonen, noch an *Lacerta viridis* eine Formveränderung der Xanthophoren beobachten können, er hält sie aber trotzdem für wahrscheinlich, weil beim Chamäleon die Farbe eines Tuberkels von Gelb in Weiß übergehen kann. Ebenso hält Keller (49) eine Kontraktilität seiner Xanthophoren (wahrscheinlich Guanophoren) für möglich, weil sie an verschiedenen Hautstellen eine verschiedene Größe haben. Daß keines der angeführten Argumente einer ernsten Prüfung zur Entscheidung der Frage standhält, bedarf keiner weiteren Begründung, so daß also das ganze Forschungsgebiet noch immer eine terra incognita ist.

Ebenso liegt über die Formänderung der Porphyrophoren nur eine einzige Beobachtung Schmidts (83) an *Phelsuma* vor, in der gefunden wurde, daß häufig die Pigmentkörnchen in den Ausläufern angehäuft waren, so daß diese sehr dunkel sind, während der Zellkörper auffallend hell erschien und in einigen Fällen nur ganz vereinzelte Pigmentkörnchen enthielt. Unter welchen Bedingungen diese Pigmentverteilungen entstehen, ist vollkommen unbekannt, da Schmidt nur konserviertes Material histologisch untersucht hat, sodaß auch hier die physiologische Aufklärung der histologischen Befunde der Zukunft vorbehalten bleibt.

Von den Guanophoren sind Formveränderungen bisher nicht bekannt. Carlton (18) betont ausdrücklich, daß an *Anolis carolinensis* bei der Farbenveränderung von Braun zu Grün keine Ortsveränderung in dem Inhalt der Zellen, auch keine Aenderung ihrer physikalischen Eigenschaften sich erkennen läßt. Wie bereits erwähnt wurde, hält Schmidt (84, 86) eine Verschiebung des Zellinhaltes der Guanophoren von *Phelsuma lineatum* und *Uroplatus fimbriatus* deswegen für unwahrscheinlich, weil er ganz gleichmäßig in der Zelle verteilt ist. Dagegen sollen die Guanophoren von *Teratoscincus scincus* (Schmidt, 86) einen beweglichen Inhalt haben, weil im mikroskopischen Bild die Fortsätze teilweise unterbrochen erscheinen. Ich halte aber dieses Kriterium für keineswegs beweisend, denn es könnte ein solches Bild auch durch Schlängelung der Fortsätze entstehen, so daß der ganze Fortsatz nicht in die Ebene des Schnittes fällt. Jedenfalls berechtigen uns unsere bisherigen Kenntnisse nicht dazu, eine Beweglichkeit des Inhaltes der Guanophoren bei den Reptilien anzunehmen, solange nicht neue eindeutigere Beobachtungen bekannt werden.

Nachdem wir die einzelnen Arten von Chromatophoren, sowie den Umfang der Pigmentverschiebungen in den Zellen kennen gelernt haben, ist es uns möglich, die histologischen physikalischen Grundlagen für die Entstehung der verschiedenen bei den Reptilien beobachteten Farben zu erörtern, welche hauptsächlich am Chamäleon näher untersucht worden sind.

Die helle weiße oder gelbe Färbung tritt ein, wenn das dunkle Pigment der Melanophoren so weit retrahiert ist, daß sich oberhalb der Guanophorenschicht kein dunkles Pigment befindet, so daß die weiße oder gelbliche Farbe der Guanophoren durch die Epidermis hindurch im auffallenden Lichte gesehen wird. Diese zuerst von Milne-Edwards (67, 68) und Brücke (14) erkannten Verhältnisse

sind von allen anderen Forschern (POUCHET, 78; KELLER, 49) für das Chamäleon, von CARLTON (18) bei *Anolis carolinensis*, von PARKER (74) bei *Phrynosoma blainvillei* und SCHMIDT (84) bei *Phelsuma madagascariense* wiedergefunden worden. POUCHET und KELLER haben nur noch für die intensivere Gelbfärbung eine Mitwirkung der Xanthophoren angenommen, die über den Guanophoren mehr oder weniger expandiert sind. Bei *Phelsuma madagascariense* ist die gelbweiße Farbe des Bauches allein durch Guanophoren bedingt, da an dieser Stelle die Melanophoren fehlen (SCHMIDT, 84). Das reine Weiß sollte nach POUCHET ohne Mitwirkung der Guanophoren dadurch zustande kommen, daß der Schirm (écran), d. h. das dichte Cutisbindegewebe, womit er offenbar die obere Grenzlamelle meint, allein durchschimmert. Sind noch einzelne Melanophorenfortsätze an ihren Enden mit einzelnen Pigmentkörnchen erfüllt, so breitet sich über die Guanophoren ein leichter grauer Schleier, der dann eine hellgraue, schmutziggelbe oder schmutzigweiße Färbung erzeugt (BRÜCKE, 14; KELLER, 49).

Die dunkle braungraue Färbung kommt dadurch zustande, daß die Melanophorenfortsätze sich stärker mit Pigment füllen, welches dann ein Netzwerk oberhalb der Guanophorenschicht bildet, durch das die Guanophoren noch hindurchschimmern. Tritt eine noch stärkere Pigmentexpansion auf, so daß eine undurchsichtige Lage von dunklem Pigment die Guanophorenschicht vollständig verdeckt, dann erscheinen die Tiere schwarz (BRÜCKE, 14; MILNE-EDWARDS, 67, 68; POUCHET, 78; KELLER, 49; CARLTON, 18; PARKER, 74).

Die Fleischfarbe des Chamäleons kommt nach BRÜCKE (14) dadurch zustande, daß die Guanophoren teils weiß, teils stark orangerot gefärbt sind, die dann durch retinale Farbenmischung in einer gewissen Entfernung die Mischfarbe geben. Je nach dem Grade der Expansion der Melanophoren kann die Fleischfarbe durch Braun in Schwarz übergehen.

Die roten Flecke beim Chamäleon und bei *Phelsuma* entstehen durch stärkere Anhäufungen der Porphyrophoren, welche auf hellem Grunde ihr Pigment expandiert haben (KELLER, 49; SCHMIDT, 84).

Die mehr oder weniger intensiven blauen Färbungen der Reptilien sind nicht durch die Gegenwart von blauem Pigment erzeugt, denn ein solches ist bei den Reptilien bis jetzt nicht bekannt. Da KELLER (49) in seiner Kritik der BRÜCKEschen Arbeit den Ausführungen BRÜCKEs über die Entstehung der blauen Farbe nicht ganz gerecht wird und nur jenen Teil der BRÜCKEschen Arbeit ausführlich zurückweist, in dem BRÜCKE eine Entstehung des Blaus durch Interferenz erklärt und dann nachträglich nur flüchtig BRÜCKEs andere Erklärung erwähnt, so halte ich es im Interesse der Gerechtigkeit für notwendig, BRÜCKEs Ausführungen kurz wiederzugeben, zumal auch VAN RYNBERK (81) die entsprechenden Angaben BRÜCKEs übergangen hat. „Blaue und grüne Tinten der Schlangen und Eidechsen entstehen auf die gleiche Weise wie das Blau der Regenbogenhaut, ohne daß blaues Pigment vorhanden ist.“ Eine Schuppe von *Lacerta viridis* ist blau oder blaugrün, weil über einer Schicht dunklen Pigmentes eine dünne durchscheinende Lage von weißem oder gelbweißem Pigment liegt. Das Blau wird durch die Epidermis in Grün verwandelt. „Beim Chamäleon entsteht Blaugrau, wenn unter der ausgebreiteten weißen Pigmentschicht das schwarze Pigment sich der Oberfläche nähert. Es wird violettgrau, wenn das schwarze Pigment der weißen Schicht sehr nahegekommen ist, es tritt die Farbe der Neutraltinte auf, die überall an der Haut zu finden ist, wo die dünnsten Schichten von rein weißem Pigment über dunklen liegen.“ Es kann wohl nach diesen Ausführungen BRÜCKEs gar keinem Zweifel unterliegen, daß BRÜCKE der Wirkung eines trüben Mediums vor einem dunklen Grund eine Hauptrolle für die Entstehung der blauen Farbe zuschreibt, also genau das Gleiche sagt wie KELLER (49), der das Blau durch Reflexion der kurzwelligen Strahlen an den Guano-

phoren entstehen läßt, während die langwelligen, durch die Guanophoren hindurchgehenden Strahlen vom dunklen Hintergrund der Melanophoren absorbiert werden. Wenn Brücke den Interferenzzellen der Epidermis außerdem noch die Fähigkeit zuschreibt, Blau durch Interferenz zu erzeugen, so ist das eine Sache für sich, die durch Kellers Kritik absolut nicht erledigt ist, denn Brückes Interferenzzellen entsprechen gar nicht den Kellerschen Ochrophoren, denn diese letzteren sind Brückes oberflächliches helles, gelblichweißes Pigment. In der gleichen Weise, nämlich durch Reflexion des kurzwelligen Lichtes, hat auch Braun (12) die Blaufärbung von *Lacerta Lilfordi* und Thilenius (98) die Blaufärbung an der Kehle von *Agama inermis*, und Schmidt (84) die intensive Blaufärbung abgeschnittener Hautstücke von *Phelsuma* auf dunklem Grunde erklärt. Ohne Einschränkung muß ich aber Keller (49) zustimmen, wenn er Pouchehs (78) Meinung als vollkommen unbegründet zurückweist, nach der die Blaufärbung durch Fluoreszenz in der Guanophorenlage entstehen sollte. Keller läßt ferner die violetten Töne dadurch entstehen, daß dem Blau infolge der Expansion der Porphyrophoren eine größere Menge roten Lichtes beigemischt wird.

Die bei Reptilien häufige grüne Färbung wird gleichfalls nicht durch grüne Pigmente erzeugt, da solche mit Ausnahme der bereits erwähnten unsicheren Angabe Boulengers (11) über Vorkommen grüner Farbstoffe bei Schlangen bisher nicht gefunden wurden. Jedenfalls ist aber in der mir bekannten Literatur ein grünes Pigment histologisch niemals nachgewiesen worden. Das Grün entsteht dann, wenn zu dem in der früher geschilderten Weise entstandenen Blau noch ein Gelb tritt, sei es daß die Guanophoren gelblich gefärbt sind, oder eigene Xanthophoren vorhanden sind, welche vor dem dunklen, absorbierenden Hintergrund gelegen sind, welchen die geballten oder nur schwach expandierten Melanophoren darstellen. In dieser Weise wurde das Zustandekommen der grünen Farbe beim Chamäleon, *Lacerta viridis* und *L. Lilfordi*, *Anolis carolinensis* erklärt (Brücke, 14; Pouchet, 78; Braun, 12; Keller, 49; Carltòn, 18). Neuerdings hat Schmidt (84) beobachtet, daß bei *Phelsuma madagascariense* die Guanophoren allein imstande sind, Grün zu erzeugen, denn es ist an Spiritusexemplaren noch vorhanden. Es finden sich auch im durchfallenden Licht rote Guanophoren. Ueber den Guanophoren liegen zwar gelbliche Körnchen, die aber Schmidt für das Zustandekommen der grünen Farbe nicht für wesentlich hält, weil sie im auffallenden Licht blauweiß erscheinen. Aber der schwarze von den Melanophoren gelieferte Hintergrund ist doch für die Lebhaftigkeit des Grüns von großer Bedeutung, da bei *Phelsuma lineatum*, welches keine Melanophoren besitzt, die bläulichgrünen Farben viel schwächer sind, und durch Unterlegen eines schwarzen Papieres unter die abgezogene Haut verstärkt werden können. Offenbar handelt es sich in diesen Fällen darum, daß die Guanophoren doch eine, wenn auch schwache, gelbliche Färbung haben.

4. Der Mechanismus der Formveränderung.

Wie bei den anderen Vertebraten ist auch bei den Reptilien die Frage nach den Kräften, durch welche die beim Farbenwechsel zu beobachtenden Verschiedenheiten der Pigmentverteilung bedingt werden, lebhaft diskutiert worden.

Die erste Erklärung des Zustandekommens der Pigmentbewegung innerhalb der Chromatophoren gab Milne-Edwards (67, 68). Entsprechend seiner Auffassung, daß die Chromatophoren mit Farbstoff gefüllte Säckchen sind, nahm er an, daß die Expansion des Pigmentes dadurch zustande komme, daß entweder die zentralen Teile der Pigmentsäckchen selbst kontraktil seien oder durch die Kontrak-

tion der tiefen Teile der Haut komprimiert werden, wodurch das Pigment in die Fortsätze strömt. Die Pigmentretraktion kommt dadurch zustande, daß sich entweder die Fortsätze kontrahieren oder aber durch Kontraktion der oberflächlichen Hautschichten komprimiert werden, wobei das Pigment nach dem zentralen Teil des Säckchens gedrängt wird. Dieser Meinung Milne-Edwards', welche durch Brücke (14) längst widerlegt war, haben sich später mit ganz unwesentlichen Differenzen Studiati (95), Gervais (35) und Lockwood (64), sowie Leydig (59) und Krukenberg (54) angeschlossen; letzterer nimmt sogar an, daß um die Melanophoren des Chamäleons ein den quergestreiften Muskeln ähnlicher muskulärer Sphinkter gelegen ist. Aber diese Auffassungen der genannten Autoren erwiesen sich als unhaltbar, da keine entsprechenden kontraktilen Elemente histologisch nachgewiesen werden konnten, wie de Filippi (26) in seiner Polemik gegen Studiati mit besonderem Nachdruck betont. Trotz dieser richtigen Erkenntnis ist aber de Filippi bei seinem Erklärungsversuch der Pigmentbewegung einem anderen, nicht minder schweren Irrtum verfallen, denn de Filippi läßt die Pigmentexpansion durch einen Druck entstehen, den die Blutfülle der Hautgefäße, welche die Chromatophoren wie Glomeruli umspinnen, auf die Melanophoren ausübt. Aber auch für diese Hypothese fehlt jeder Beweis, denn es müßte jeder Pigmentexpansion eine starke Hyperämie der Haut zugrunde liegen, was aber bisher nicht beobachtet wurde.

Eine zweite, gleichfalls gänzlich unbewiesene Hypothese ist die von der amöboiden Natur der Melanophoren, welche Fortsätze aussenden und einziehen sollen. Diese Meinung wurde zuerst von Leydig (62) ausgesprochen und später von Bert (7), besonders aber von Pouchet (78) vertreten, dem sich auch Gadow (33) von den neueren Autoren anschließt. Es gibt keine einzige Beobachtung an Reptilien, welche eine solche Anschauung rechtfertigen würde. Obgleich Bert (7) von Ortsbewegungen der Chromatophoren spricht, so hat er doch keine solchen Erscheinungen beweisend beschrieben, das gleiche gilt auch vom Einziehen und Aussenden der Fortsätze, welche die Intercellularsubstanz durchdringen sollen (Leydig, 62; Pouchet, 78). Denn der einzige angebliche Beweis für ein solches Phänomen ist der, daß die genannten Autoren keine pigmentfreien Fortsätze gesehen haben. Da aber die pigmentfreien Fortsätze von anderen Autoren zweifellos gesehen worden sind, so ist natürlich dieses einzige Argument vollkommen gegenstandslos geworden.

Die dritte Erklärung der Ursachen für die Pigmentverschiebungen bei den Melanophoren der Reptilien rührt von Brücke (14) her, der beim Chamäleon in einzelnen Fortsätzen und deren Verzweigungen einfache Reihen von zurückgebliebenen Pigmentkörnchen beobachtet hat. Aus diesem Grunde glaubt Brücke, daß es sich bei den Pigmentverschiebungen um ein Strömen der Pigmentkörnchen innerhalb der in ihrer Form unveränderlichen Zelle handelt. Diese Meinung ist auch von den späteren Autoren, z. B. Keller (49), Thilenius (98), Carlton (18), Parker (74) und Schmidt (83), angenommen und weiter ausgebaut worden. Diese Forscher beobachteten nicht nur vereinzelte in den Fortsätzen zurückgebliebene Pigmentkörnchen, sondern auch vollkommen

pigmentfreie Fortsätze. Neuerdings hat nun Schmidt (83) an den Melanophoren von *Geckolepsis* und *Phelsuma* beobachtet, daß bei der Pigmentretraktion die Zellen kugeliger werden, und die Fortsätze eine Abnahme ihrer Durchmesser zeigen. Allerdings muß ich gegenüber Schmidt betonen, daß die von ihm beobachteten Formveränderungen der Zellen keinen Beweis dafür bieten, daß sie als aktive Kontraktionserscheinungen zu betrachten sind. Man muß Keller (49) unbedingt darin zustimmen, daß auch bei Reptilien das Vorhandensein pigmentfreier Fortsätze ein Einziehen und Aussenden der Fortsätze noch nicht ausschließt, wie Biedermann gelegentlich seiner Untersuchungen an *Hyla* (s. p. 1490) ausgeführt hat, worauf ich hier verweisen möchte. Aber es geht aus allen Beobachtungen zweifellos hervor, daß für das Zustandekommen des Farbenwechsels die Pigmentströmungen in der Zelle selbst die Hauptsache sind.

Welche Kräfte diese Pigmentströmungen hervorbringen, ist auch bei den Reptilien noch unbekannt. Parker (74) nimmt an, daß es sich bei den Pigmentströmungen um einen Fall von intracellulärem Phototropismus handeln soll, durch den die das Pigment mit sich führenden Protoplasmaströmungen der Zellen zustande kommen. Aber diese Annahme würde uns auch keine Vorstellung über das Wesen der Bewegung verschaffen, denn wir können damit nicht erfahren, ob es sich um Aenderungen der Druckverteilung innerhalb der Zelle handelt oder um ein Kontraktionsphänomen des Zellplasmas. Außerdem würde die Parkersche Hypothese nur die Pigmentverschiebungen bei photischer Reizung erklären, und endlich müßte zunächst erst feststehen, daß die Pigmentzellen durch Licht direkt reizbar sind, was zwar bei den Reptilien sehr wahrscheinlich, aber keineswegs bewiesen ist. Es ist das ganze Problem noch immer eine durchaus offene Frage, deren Beantwortung wir der Zuknnft überlassen müssen.

5. Die Innervation der Chromatophoren.

Die Angaben über die Nervenendigungen an den Chromatophoren der Reptilien sind außerordentlich spärlich. Die ersten diesbezüglichen Angaben rühren von Leydig (61) her, welcher an mit verdünnter Salpetersäure behandelten Hautstücken von *Lacerta agilis* in der gallertig aufgequollenen Lederhaut ein polygonales Maschennetz von Nervenfasern gesehen hat. Aus den Knotenpunkten des Netzes ziehen größere Nervenbüschel nach aufwärts, außerdem gehen vereinzelte Fasern nach verschiedenen Richtungen ab. Die nach oben steigenden Fasern teilen sich in immer feiner werdende Aeste und bilden ein oberes Endnetz, aus dem freie Ausläufer mit den Zacken der schwarzen Pigmentzellen sich verbinden. Auch bei Ophidiern hat Leydig (62) solche direkte Verbindungen der Nervenfasern mit dem kontraktilen Protoplasma der Chromatophoren beschrieben. Wenn überhaupt die von Leydig abgebildete Verbindungsfaser wirklich eine Nervenfaser war, was nicht über alle Zweifel erhaben, aber immerhin möglich ist, dann war diese wohl kaum die letzte Endigung des Nerven an der Chromatophore. An *Lacerta ocellata* konnte Blanchard (8) keine sichere anatomische Verbindung zwischen Chromatophoren und Nerven histologisch auffinden, dagegen will Keller (49) bei *Lacerta viridis* „deutlich wahrnehmbare“ Verbindungen zwischen Nerven und Chromatophoren gesehen haben; genauere Angaben über die Art dieser Verbindungen macht aber Keller nicht.

Wenn auch der histologische Nachweis der Verbindung des Nervensystems mit den Melanophoren noch nicht in unzweideutiger Weise erbracht worden ist, so

ändert das natürlich gar nichts an der Tatsache, daß eine solche Verbindung unbedingt vorhanden sein muß, wie die später zu behandelnden physiologischen Versuche mit absoluter Bestimmtheit lehren.

D. Die Pigmente.

1. Form und Anordnung der Pigmente.

Das dunkle Pigment, welches in dünner Lage heller braun, in dichterer Lage dunkelbraun bis schwarz erscheint, ist nach den übereinstimmenden Beobachtungen aller Autoren bei den verschiedenen bisher untersuchten Reptilien in Form von kleinen Körnchen in den Melanophoren enthalten. Selbst bei sehr jungen Embryonen von *Tropidonotus natrix* fand ZENNECK (119) niemals ein diffuses dunkles Pigment, sondern nur Körnchen. Die Form der Körnchen ist allerdings etwas verschieden bei den verschiedenen Gattungen und Arten, ja sogar beim selben Tier in den verschiedenen Hautbezirken. So sind die Körnchen in den Melanophoren vom Chamäleon klein und länglich-rund (KELLER, 49), während die ziemlich gleich großen Pigmentgranula von *Phelsuma madagascariense* leicht unregelmäßig erscheinen, was aber, wie SCHMIDT (84) selbst betont, von der Konservierung herrühren könnte. Sehr klein sind die Pigmentkörnchen in den Epidermischromatophoren von *Tarentola mauretanica* (SCHMIDT, 84), *Uroplatus fimbriatus* (SCHMIDT, 86) und *Voeltzkowia mira* (SCHMIDT, 82); dagegen enthalten die subepidermalen Melanophoren von *Tarentola mauretanica* viel größere und gröbere Pigmentkörnchen (SCHMIDT, 84). Auch bei *Uroplatus* (SCHMIDT, 86) kommen einzelne „riesengroße“ Pigmentkörner von 4—5 μ Durchmesser, sowie alle Uebergänge zwischen den kleinen und großen Körnern vor; die großen Körner sind aber nach SCHMIDTs Meinung nicht durch Zusammenklumpen aus kleinen Körnern entstanden, weil sie glatte Konturen zeigen.

Das gelbe Pigment des Chamäleons zeigt nach POUCHET (78) Tröpfchenform, dagegen nach KELLER (49) eine Zusammensetzung aus farblosen Partikeln, die im auffallenden Licht infolge totaler Reflexion weiß, im durchfallenden Licht in dicker Schicht opak erscheinen. Zweifellos hat KELLER einen Teil der Guanophoren als Xanthophoren bezeichnet, woher auch der Widerspruch gegen POUCHET herrührt. An einer anderen Stelle beschreibt aber KELLER (49) auch für das Chamäleon, sowie für *Lacerta viridis* und *Calotes jubatus* ein diffuses, gelbes Pigment in den Xanthophoren, das manchmal in Tropfenform außerhalb der Zellen gefunden wurde, was wohl durch die Behandlung der Präparate (Fixation) hervorgerufen war.

Das rotorange Pigment von *Lacerta vivipara* zeigt nach LEYDIG (60) ein körniges fettiges Aussehen. Beim Chamäleon erwähnt POUCHET (78) ein diffuses rotes Pigment, welches in das umgebende Gewebe diffundiert; nach KELLER (49) enthalten aber auch die roten Pigmentzellen beim Chamäleon ganz ähnlich geformte Pigmentkörnchen wie die in den Melanophoren enthaltenen. Bei *Phelsuma madagascariense* (SCHMIDT, 84) finden sich in den Porphyrophoren verschieden große (bis zu 2,5 μ), unregelmäßig geformte Körnchen. Die größten Pigmentkörner sind vielleicht durch Zusammenklumpen entstanden; die im zentralen Teil der Zelle gelegenen Körnchen sind kleiner als die in der Peripherie gelegenen.

Die weißen Pigmentkörnchen der verschiedenen Autoren (BRÜCKE, 14; KELLER, 49) sind wohl nichts anderes als der kristallinische Inhalt der Guanophoren; dazu ist wohl auch das weiße homogene, wie erstarrt aussehende Pigment in den weißen Pigmentzellen der Lederhaut von *Tropidonotus natrix* (LEYDIG, 62) und das weiße, nicht irisierende Pigment LEYDIGs (63) zu rechnen. Auch das weiße Pigment der Hornschuppen von *Anguis fragilis* (LEYDIG

60), das ein fettiges Aussehen hat und in Form von größeren und kleineren Körnern oder Krümelchen in den Zellen vorkommt, dürfte hierher gehören, ebenso die weißen Pigmentkörnchen der Leukophoren von *Hatteria punctata* (Osawa, 72).

Die weißen Körnchen sind stark lichtbrechend (Pouchet, 78; Keller, 49) und zeigen bei *Lacerta viridis*, wie bereits Pouchet (78) beobachtet hat, eine parallele Streifung, die etwa 1—1,5 μ voneinander absteht, was für eine lamellöse Struktur spricht, obgleich es Pouchet nicht gelang, die einzelnen Lamellen zu isolieren. Im durchfallenden Licht sind sie bei größerer Dicke der Lage rot, bei geringerer Dicke gelb. Ganz ähnlich fand auch Blanchard (8) die Guanophoren von *Lacerta ocellata* mit lebhaft irisierenden kristallinischen Plättchen erfüllt.

Neuerdings hat Schmidt (84) die in den Guanophoren von *Phelsuma madagascariense* enthaltenen Schollen genauer untersucht. Die Schollen bestehen aus einzelnen verschieden großen, im polarisierten Licht doppeltbrechenden Körnchen, was unbedingt auf eine kristallinische Struktur hinweist. Bemerkenswert sind die optischen Erscheinungen, welche diese Körnchen zeigen. Im durchfallenden Licht zeigen die großen Schollen sehr verschiedene Farben, wie Gelb, Rot, Orange, Bordeauxrot, Grün, seltener Blau. Die Farben sind an die Körnchen gebunden, indem jedes Körnchen nur eine bestimmte Farbe zeigt; es können aber in ein und derselben Guanophore verschieden gefärbte Körnchen vorhanden sein. Je feiner die Körnchen sind, um so intensiver ist die Färbung, welche mit zunehmender Körnchengröße undeutlicher und endlich gelblich-grauweiß oder mehr dunkler bräunlich wird. Blaue und grüne Färbung ist nur an den grobkörnigen Guanophoren zu beobachten, während die feinkörnigen, mehr homogenen Schollen nur gelbe und rote Farbe zeigen. Am häufigsten findet sich Gelb, dann Rot, Orange, seltener Grün und nur ganz vereinzelt Blau. Im auffallenden Licht treten die Komplementärfarben auf. Die im durchfallenden Licht ungefärbt erscheinenden schmutzig-bräunlichen Stellen zeigen im auffallenden Licht weißliche bis bräunliche Färbung.

Wegen des Auftretens von grünen und roten Farben nimmt Schmidt an, daß es sich um Interferenzfarben handelt und nicht nur um die Wirkung eines trüben Mediums vor einem dunklen Hintergrund, wie Keller (49) glaubte. Es ist also Schmidt der gleichen Ansicht wie Brücke (14), daß beide Faktoren — dunkler Hintergrund und Interferenz — eine bedeutende Rolle spielen.

Es wurde schon früher (p. 1583) darauf hingewiesen, daß auch in den Melanophoren der Reptilien sich eine charakteristische Anordnung der Pigmentkörnchen auffinden läßt. An nicht vollkommen gebleichten Melanophoren vom Chamäleon hatte Keller (49) eine strahlenförmige, gegen die Mitte der Sphäre zu konvergierende Gruppierung der Pigmentkörnchen gesehen, die in den Fortsätzen in parallelen Zügen aufgereiht erscheinen, was Schmidt (86) auch bei *Uroplatus* vollständig bestätigen konnte. Eine radiäre Anordnung der Pigmentkörnchen wurde von Schmidt (84) an den Melanophoren von *Phelsuma madagascariense*, sowie von *Geckolepsis* (Schmidt, 83) gesehen. In den Fortsätzen selbst konnte aber die Radiäranordnung nicht beobachtet werden. Auch Thilenius (98) hat in den tiefbraunen Chromatophoren von *Varanus griseus* eine reihenförmige Anordnung der Pigmentkörnchen gesehen. Besonders deutlich tritt die zirkuläre Anordnung der Pigmentkörnchen um die Sphäre bei *Geckolepsis* (Schmidt, 83) auf, die Schmidt mit der zirkulären Anordnung der Dotterkörnchen um die Sphäre der Furchungsspindel vergleicht. Die zentrale Ansammlung des Pigmentes ändert sich je nach der Expansion des Pigmentes; bei vollkommener Expansion ist sie nicht mehr vorhanden.

Besonders auffallend ist die Verteilung der Pigmentkörnchen in den Melanophoren von *Phelsuma madagascariense* (Schmidt, 84), wo die oberflächlich gelegenen

Melanophoren gewöhnlich mit Pigment erfüllte Fortsätze zeigen, während der Zellkörper leer ist. In anderen Fällen tritt ein fast umgekehrtes Verhalten auf, nämlich eine zentrale Pigmentansammlung. Vermutlich handelt es sich bei diesen Pigmentverteilungen um verschiedene Expansionsphasen. Bei *Geckolepsis* (SCHMIDT, 83) können die Pigmentkörnchen sogar nur in den äußersten Enden der Fortsätze sich vorfinden, während deren zentralere Teile vollkommen pigmentfrei sind und nur an ihrem Ursprung zurückgebliebene Pigmentkörnchen zeigen, wodurch ein Strahlenkranz um die zentrale Pigmentansammlung entsteht.

Auch bei den Phäophoren von *Uroplatus* (SCHMIDT, 86) findet sich ein kleiner körnchenfreier oder körnchenarmer Bezirk, an den sich zunächst kleine Körnchen anschließen. Gegen die Peripherie der Zelle zu nimmt die Größe der Pigmentgranula zu. Die Porphyrophoren von *Phelsuma madagascariense* (SCHMIDT, 84) zeigen zwar auch eine mehr zentrale pigmentfreie Stelle, aber eine der Protoplasmastrahlung entsprechende radiäre Anordnung der Pigmentkörnchen war nur selten und dann nur schwach angedeutet vorhanden. Dagegen zeigte sich häufig eine zirkuläre Anordnung um die Sphäre. An den Guanophoren sind gesetzmäßige Anordnungen des Zellinhaltes bisher nicht beschrieben worden.

2. Chemisches Verhalten des Pigmentes.

Das schwarze, beziehungsweise dunkelbraune Pigment der Reptilien wird von allen Forschern der neueren Zeit als Melanin angesprochen, doch mögen auch hier verschiedene Melanine vorkommen, wie die leider spärlichen Angaben über das chemische Verhalten vermuten lassen. Das schwarze Pigment zeichnet sich wie alle Melanine durch eine große Beständigkeit aus. Es wird von Mineralsäuren (Chlorwasserstoffsäure, Schwefelsäure, Salpetersäure) nicht verändert (KELLER, 49; SCHMIDT, 84), nur beim Erwärmen mit Salpetersäure verschwinden die Melanophoren von *Phelsuma* (SCHMIDT, 84). Auch verdünnte Alkalien, wie Kalilauge oder Aetzammoniak (SCHMIDT, 84), sowie Sodalösung (STUDIATI, 95) lösen das Melanin nicht. Dagegen soll das dunkle Pigment des Chamäleons nach BRÜCKE (14) von Kali (eine genauere chemische Definition fehlt) teilweise mit roter oder schön violetter Farbe gelöst werden, worauf BRÜCKE den Irrtum MILNE-EDWARDS' zurückführt, der angab, das Chamäleon besitze ein violettes Pigment. Durch längere Einwirkung von Chlor und Wasserstoffsuperoxyd (CARLTON, 18, SCHMIDT, 84) wird das Melanin gebleicht, weshalb schon frühzeitig, so von BRÜCKE (14), Bleichungen der mikroskopischen Präparate vorgenommen wurden. Obwohl Wasser und Alkohol das Melanin so gut wie nicht angreifen, so hat doch RATHKE (79) angegeben, daß bei *Coluber natrix*- (*Tropidonotus*-)Embryonen von 7 bis 8 Zoll, bei denen die Eihäute noch nicht abgestreift sind, das dunkle Pigment sowohl durch Wasser, noch mehr aber durch Alkohol extrahiert wird, bei älteren Embryonen ist das aber in geringerem Maße der Fall. Demgegenüber weist jedoch ZENNECK (119) darauf hin, daß bei alten Spiritusexemplaren von Ringelnatterembryonen aus allen Entwicklungsstufen sich noch immer schwarzes Pigment vorfindet, was gegen eine stärker extrahierende Wirkung des Alkohols spricht. Vielleicht war bei den jungen Embryonen RATHKES noch kein Melanin, sondern nur eine Vorstufe desselben vorhanden, die in die genannten Extraktionsmittel überging.

Die gelben Pigmente der Reptilien sind chemisch verschiedene Körper, wie die Löslichkeiten zeigen. Ein Teil dieser gelben Farbstoffe ist zweifellos den Lipochromen zuzuzählen, wie die Löslichkeit des gelben Farbstoffes in Alkohol, Aether, Chloroform, Schwefelkohlenstoff lehrt. Solche in Alkohol und Aether lösliche Farbstoffe fand zuerst van der Hoeven (44) beim Chamäleon, dessen gelbe Flecken an alten Spiritusexemplaren verschwunden sind, ferner wurden solche Lipochrome beim Chamäleon von Pouchet (78), Keller (49) gefunden, bei *Lacerta agilis* (Leydig, 61, Krukenberg, 55), *Lacerta muralis* (Krukenberg, 55), *Lacerta viridis* (Pouchet, 78), *Anolis principalis* (Lockwood, 64), *Phelsuma*-Arten (Schmidt, 84).

Die Lipochrome von *Lacerta muralis* und *Lacerta agilis* wurden von Krukenberg (55) als eigene Farbstoffe angesehen und Lacertofulvin genannt, weil ihr spektroskopisches Verhalten nicht mit dem bei Amphibien gefundenen Lipochrin übereinstimmt. Die alkoholische Lösung des Lacertofulvins zeigt einen breiten Absorptionstreifen im Blaugrün, der die F-Linie nicht erreicht, dann einen zweiten breiteren Streifen vor der G-Linie, welcher mit einer wesentlichen Abschwächung zu beiden Seiten der G-Linie in das dunkle Band übergeht, welches das kurzwellige Ende des Spektrums verkürzt. In der ganzen Konfiguration ähnelt das Spektrum des Lacertofulvins dem des Amphibienlipochrins nur mit dem Unterschied, daß die Absorptionsbänder des Lacertofulvins etwas nach dem kurzwelligen Ende des Spektrums verschoben sind. Das Spektrum des in Chloroform gelösten Farbstoffes ist dem des Amphibienlipochrins noch ähnlicher, und die Spektra der Schwefelkohlenstofflösungen beider Farbstoffe stimmen vollkommen überein. Krukenberg glaubt, daß die Unterschiede der Spektra beider Farbstoffe vielleicht davon herrühren, daß ein und dasselbe Liprochrin mit zwei verschiedenen Körpern verbunden sein könnte. Auch die übrige Reaktionen sind beim Lacertofulvin die gleichen wie beim Amphibienlipochrin. Es wird mit Jodjodkali grünblau, mit Säuren dunkelgrün bis dunkelblau; auch die Lichtempfindlichkeit der beiden Farbstoffextrakte ist die gleiche. Nach all diesen Uebereinstimmungen kann ich keinen hinreichenden Grund finden, das Lacertofulvin als besonderen chemischen Körper von den übrigen Amphibienlipochrinen zu trennen, denn auch bei den Amphibienlipochrinen stimmten die Spektra gleichfalls nicht vollkommen überein (siehe p. 1493). Es handelt sich vermutlich bei all diesen Farbstoffen um verschiedene nahe verwandte Luteine oder um eine Mischung derselben.

In der Haut der Schlangen sollen nach Krukenberg (56) Lipochrome nur in Spuren vorkommen; doch hat Krukenberg (55) aus der Haut von *Tropidonotus natrix, Elaphis quadrilineatus* Bonap., *Callopeltis quadrilineatus* Pallas, sowie brasilianischen *Python*-Arten durch längeres Kochen der Haut mit absoluten Alkohol einen gelben Farbstoff gelöst, der eine eigentümliche grüne Fluoreszenz zeigt. Nach dem Eindampfen der Lösung bleibt ein gelber fettartiger Körper zurück, der in Aether und Chloroform mit gelber Farbe und grüner Fluoreszenz sich löst. Die grün fluoreszierende Schwefelkohlenstofflösung ist dunkelgelb. Alle diese Farbstofflösungen zeigen keine Absorptionsbänder, so daß es sich um kein Lipochrin handelt. Vom Lipochrin unterscheidet sich der Farbstoff auch dadurch, daß er

mit Schwefelsäure nicht blau, sondern stets braun wird. Salpetersäure färbt den Farbstoff grün, Wasserstoffsuperoxyd bleicht ihn nicht. Nach KRUKENBERG kommt der gleiche Farbstoff auch in den Muskeln und im Bindegewebe der Schlangen vor; es ist ein einfacher Fettfarbstoff. Damit ist natürlich auch keine nähere chemische Definition des Farbstoffes gegeben.

Eine andere Art von gelbem Farbstoff hat KELLER (49) beim Chamäleon beschrieben, der Guaninkalk sein soll. Zweifellos handelt es sich um die gelb erscheinenden Guanophoren, deren Inhalt KELLER untersuchte.

Der gelbe bis orangerote oder braunrote Farbstoff der Phäophoren von *Uroplatus* (SCHMIDT, 86) ist in Alkohol, Aether, Chloroform und Xylol unlöslich, kann daher kein Lipochrom sein. Er unterscheidet sich aber auch vom Melanin dadurch, daß er in Kalilauge, Aetzammoniak, Schwefelsäure, Salpetersäure und Salzsäure verschwindet, während das Melanin diesen Agentien lange widersteht. Nach der Behandlung mit verdünnter Salzsäure verschwindet zwar die Farbe der Pigmentkörner, aber ihr Substrat bleibt zurück und läßt sich mit künstlichen Farbstoffen färben. Trotz der Differenzen gegenüber dem Melanin hält SCHMIDT den gelben Farbstoff der Phäophoren für eine Art Melanin. Zu einer solchen Auffassung reichen aber meiner Meinung nach diese Reaktionen nicht aus, dazu wäre unbedingt eine Elementaranalyse nötig. Erst wenn diese das für die Melanine charakteristische Verhältnis von N : H : C = 1 : 5 : 5 ergeben würde, wären wir berechtigt, von einem Melanin zu sprechen.

Ebenso wie die gelben Farbstoffe, sind auch die roten Farbstoffe der Reptilien keine einheitlichen chemischen Körper. Die orangerote Bauchfärbung von *Lacerta vivipara* verschwindet in Alkohol (LEYDIG, 61), ebenso blaßt die stark rote Farbe der Kehlwamme von *Anolis nebulosus* nach dem Einlegen in Alkohol zu Schmutziggelb ab (SUMICHRAST, 96). Diese Farbstoffe würden, soweit man überhaupt aus der Alkoholwirkung allein einen Schluß ziehen darf, wahrscheinlich den Lipochromen zuzuzählen sein. Ein anderer roter Farbstoff findet sich in den roten Flecken von *Agame inermis* (THILENIUS, 98), der durch Salzsäure „gelöst“ wird. Da keine anderen Angaben über dieses rote Pigment vorliegen und auch nicht ersichtlich ist, was THILENIUS mit dem Worte „gelöst“ eigentlich meint, so ist eine chemische Klassifizierung dieses Farbstoffes unmöglich. Das gleiche gilt von dem roten Farbstoff der Erythrophoren des Chamäleons, der nach KELLER (49) durch Säuren nicht verändert wird und deshalb als dem schwarzen Melanin verwandt bezeichnet wird. Auch der rote Farbstoff der Porphyrophoren von *Phelsuma* und *Uroplatus* wird von SCHMIDT (84, 86) als ein dem Melanin verwandter Körper angesehen, weil er in Alkohol, Aether und Chloroform unlöslich ist, von Salzsäure und Schwefelsäure nicht verändert, aber von Chlor gebleicht wird. Durch 50-volumproz. Salpetersäure wird der Farbstoff binnen 12 Stunden in der Kälte rotgelb und später entfärbt, während das Melanin der Melanophoren unverändert bleibt. Verdünnte Kalilauge bringt erst eine Rotfärbung hervor, die aber später vollkommen verschwindet. Aetzammoniak wandelt die Purpurfarbe in Orange um, Wasserstoffsuperoxyd ändert die ursprüngliche Farbe nicht. Trotz mancher

Aehnlichkeiten der Reaktionen mit denen des Melanins kann doch auch in diesem Falle nur die Elementaranalyse die Entscheidung bringen, ob es sich um einen melaninartigen Körper handelt oder nicht.

Der Inhalt der Guanophoren der Reptilien wird heute allgemein als Guanin eventuell als Guaninkalk angesehen (Ewald und Krukenberg, 25; Keller, 49; Schmidt, 84—86), nachdem Leydig (60) zuerst das weißliche, nicht irisierende Pigment von *Crotalus horridus* als „vielleicht harnsäurehaltig" bezeichnet hat. Die kristallinischen Körnchen sind im polarisierten Licht doppeltbrechend (Ewald und Krukenberg, 25; Carlton, 18; Schmidt, 84). Ihre Löslichkeit in Alkali („Kali") war bereits Brücke (14) bekannt und wurde von Ewald und Krukenberg (25), sowie Schmidt (84 — 86) bestätigt. Aetzammoniak löst den Inhalt der Guanophoren von *Uroplatus* nach 12-stündiger Einwirkung nur teilweise (Schmidt, 86). Die Körnchen werden von Salzsäure und Salpetersäure gelöst (Ewald und Krukenberg, 25; Keller, 49; Carlton, 18; Schmidt, 84—86), wobei sich ergab, daß die Säuren weniger rasch lösend wirken als die Alkalien, was auch beim Guanin der Fall ist. Keller (49) gab an, daß das gelbe Guaninpigment des Chamäleons beim Behandeln mit Säure sich unter Gasentwicklung löse, was aber für die Guanophoren von *Phelsuma* nicht zutrifft (Schmidt, 84). Beim Eindampfen mit konzentrierter Salpetersäure zur Trockne und nachherigem Befeuchten mit Natronlauge oder Kalilauge wird der vorher gelbe Rückstand rot und geht beim vorsichtigen Erwärmen in Purpurrot über, wie es das Guanin auch tut. Allerdings ist diese Reaktion für Guanin nicht charakteristisch, da Xanthin das gleiche Verhalten zeigt. Die genannten Autoren haben aber ihre Diagnose hauptsächlich auf diese Salpetersäurereaktion gestützt.

Sowohl Keller (49) als auch Schmidt (84) geben an, daß es sich um Guaninkalk handeln soll. Keller hat für seine Annahme überhaupt keinen Beweis angeführt, und Schmidt stützt sich darauf, daß nach Behandlung der Guanophoren von *Phelsuma* mit Schwefelsäure „Sphärokristalle" von Gips auftreten. Doch glaube ich nicht, daß auf die Sphärokristalle die Diagnose Gips sicher zu stellen ist, da Gips in rhombischen Kristallen vorkommt. Aber selbst wenn die Kristalle wirklich Gips sind, so ist noch nicht gesagt, daß das Calciumsulfat aus dem Guanin stammt, da doch ganze Hautstücke zur Reaktion verwendet wurden, in denen Calcium auch in anderen Verbindungen vorhanden sein konnte. An Hautstücken von *Uroplatus* konnte Schmidt (86) nach Behandlung mit Schwefelsäure keine Gipskristalle finden.

Der Inhalt der Guanophoren von *Phelsuma* wird nach Schmidt (84) in Formol gelöst, das sich dabei teilweise zu Ameisensäure oxydiert; in Alkohol ist er unlöslich. Blanchard (8) hatte angegeben, daß Alkohol den kristallinischen Inhalt der Guanophoren von *Lacerta ocellata* lösen soll, weil die Guanophoren nach Behandlung mit Alkohol nicht mehr irisieren. Das ist natürlich kein Beweis für eine Löslichkeit in Alkohol, denn durch den Alkohol wird das Eiweiß der Zellen koaguliert, so daß auch dadurch allein das Irisieren verschwinden kann. Da weder Guanin noch Xanthin — um andere chemische Körper kann es sich kaum handeln — in Alkohol löslich ist, so ist

Blanchards Meinung unrichtig. Ebenso unrichtig ist auch Carltons (18) Meinung, daß der Inhalt der Guanophoren von *Anolis carolinensis* wahrscheinlich eine anorganische Substanz sei, denn weder die von Carlton als Beweis dafür angeführte Doppelbrechung noch die Säurelöslichkeit genügen zum Beweis für diese Meinung.

Die verschiedenen Reptilien besitzen sehr wechselnde Guaninmengen in der Haut, wie Ewald und Krukenberg (25) gefunden haben. Außerordentlich reich an Guanin ist die Haut von *Chamaeleo*, *Scincus officinalis*, *Phrynosoma* und *Platydactylus murorum*, sowie *Leptophis liocerus.* Etwas weniger Guanin fand sich bei *Tropidonotus natrix* und einer brasilianischen *Python*-Art, geringe Mengen wurden bei *Elaphis quadrilineatus*, *Coluber Aesculapii*, sowie *Elaps corallinus* gefunden, schwache Guaninreaktionen zeigten *Lacerta agilis*, sowie *Iguana tuberculosa.* Bei *Anguis fragilis* gelang der Guaninnachweis nicht mit Sicherheit; kein Guanin fand sich bei verschiedenen Lacertiden, *Pseudopus Pallasii* und *Callopeltis quadrilineatus* Pallas.

3. Bildung des Pigmentes.

a) Entwicklung der Chromatophoren.

Die ersten Beobachtungen über die Entwicklung des Pigmentes und der Chromatophoren bei Reptilien verdanken wir Rathke (79), welcher die Entwicklungsgeschichte der Ringelnatter eingehend studiert hat. Während bei Rathke die Beobachtungen über das Pigment nur Nebenbefunde darstellen, haben später Kerbert (50) und Zenneck (119) sich eingehend mit der Pigmententwicklung bei *Tropidonotus natrix* beschäftigt. Tornier (103) hat besonders die Entwicklung der Zeichnung der Ringelnatterembryonen studiert, zu welcher Frage bereits früher Braun (12) Beiträge geliefert hat, die auch Beobachtungen über die embryonale Zeichnung von *Anguis fragilis* und *Platydactylus facetanus* enthalten. Endlich hat neuerdings Krauss (51) vereinzelte Beobachtungen über die Pigmententwicklnng bei *Lacerta vivipara* und *Platydactylus muralis* veröffentlicht. Alle diese Beobachtungen reichen aber nicht aus, um eine zusammenfassende Darstellung der Embryogenese des Pigmentes bei den Reptilien zu geben, denn bisher ist überhaupt nur die Pigmententwicklung bei der Ringelnatter etwas eingehender studiert worden, weshalb sich diese Darstellung nicht über eine oftmals zusammenhangslose Aufzählung von Einzeltatsachen erheben kann.

Bei den Ringelnatterembryonen läßt sich schon zu einer frühen Zeit eine rote Längsstreifenzeichnung konstatieren, welche später vom Kopf gegen den Schwanz zu allmählich verschwindet, die von der Anordnung der primären Gefäßanlage herrührt (Rathke, 79; Zenneck, 119). Die erste sichtbare, von dunklem Pigment herrührende Zeichnung tritt bei Embryonen, die ihre Eihüllen noch nicht abgestreift haben, in Form von einzelnen dunklen Flecken am dorsalen Vorderteil des Körpers auf und verbreitet sich allmählich nach dem Schwanzende zu (Rathke, 79; Kerbert, 50; Zenneck, 119). Die Flecken selbst sind zu Längsreihen geordnet, wie außer den genannten Autoren auch Tornier (103) bei der Ringelnatter und Braun (12) an etwas älteren Embryonen von *Anguis fragilis* fand, die bereits ein dunkles schmales Band in der Mitte des Rückens tragen. *Platydactylus*-Embryonen von 25 mm waren noch ohne jede Zeichnung, aber bei Embryonen von 30 mm Länge, deren Unterseite noch vollkommen pigmentlos war, fanden sich am Rücken fünf dunkle Querbinden und an den Seiten je ein Längsband. Nach Rathke (79) liegt bei Ringelnatterembryonen die zuerst auftretende dunkle Fleckenreihe „gegenüber der Verbindung der Rippen mit der Wirbelsäule", also nicht in der Mittellinie, sondern lateral davon, wenn ich Rathke richtig verstanden habe. „Später

bildet sich auch oben am Rücken jederseits eine Reihe von Flecken." Bei der weiteren Entwicklung nimmt die Pigmentierung zu, und die Zeichnung wird der der ausgewachsenen Natter immer ähnlicher, obwohl die ursprüngliche Fleckenzeichnung noch deutlich durch ihre dunklere Färbung hervortritt (Rathke, 79; Kerbert, 50). Wie Leydig (62), fanden auch Kerbert (50) und Zenneck (119), daß das erste embryonale Hautpigment nicht in der Cutis, sondern in der Epidermis auftrat. Anfänglich, wenn die Flecke nur 1—1½ Schuppen umfassen, ist das Pigment nur auf diese Zellen beschränkt, während in späteren Stadien, wo die Flecke bereits die Größe von 2 bis 3 Schuppen erreichen, das Pigment in allen Schuppen aufgetreten ist, wie es auch von Rathke angegeben wurde. Da die Bildung der Epidermischromatophoren für die ganze Frage der Pigmentbildung von besonderer Bedeutung ist, so werde ich auf diesen Punkt noch einmal ausführlich zurückkommen.

Das Hautpigment ist aber nach Zenneck überhaupt nicht das erste Pigment, sondern dieses tritt in dem die Leibeshöhle umschließenden Teil der Bauchplatte auf, zu einer Zeit, wo die Vena epigastrica durch Quergefäße mit den Cardinalvenen verbunden ist. Die stets körniges, niemals diffuses Pigment enthaltenden Zellen werden von Zenneck als Fortsätze tragende Bindegewebszellen beschrieben. Woher das Pigment dieser Zellen stammt, läßt Zenneck unentschieden. Später, wenn die Vena epigastrica Zeichen der Obliteration zu zeigen beginnt, breitet sich das Pigment aus, es findet sich dann nicht nur im Bindegewebe in und um die Vena epigastrica, sondern auch in der Cutis, sowie im Rete Malpighii an den Stellen, wo ein Quergefäß in die Vena epigastrica einmündet. Zenneck glaubt, daß von den Stellen des ersten Auftretens des Pigmentes, der Leibeshöhlenwand, bis zu den Pigmentflecken der Epidermis zusammenhängende Pigmentbahnen zu verfolgen sind, deren Enden im Rete Malpighii liegen. Diese Bahnen sind die Blutgefäße, und entsprechend ihrer Verteilung findet auch die Pigmentablagerung an gewissen Punkten zuerst statt. Ob die pigmenthaltigen Bindegewebszellen längs dieser Bahnen wandern, oder ob das in den Bahnen selbst gebildete Pigment von innen nach außen wandert, läßt Zenneck unentschieden. Die Anordnung der Pigmentflecke in Längsreihen erklärt sich daraus, daß die Gefäße in eine der Länge des Körpers folgende Vene einmünden.

Da sich das Pigment an den Stellen, wo die Flecke sind, sehr frühzeitig ablagert, zu einer Zeit, wo die Zellen des Rete Malpighii noch sehr locker sind, so kann es in dieses eindringen. An den Stellen aber, wo sich keine Flecke finden, findet die Pigmentablagerung erst später statt, wenn das Rete Malpighii bereits fester geworden ist, weshalb kein Pigment in ihm abgelagert wird, während in der noch lockeren Cutis eine solche Ablagerung stattfinden kann. Auch später, wenn die Epidermis fester geworden ist, vermehrt sich das Pigment an den Stellen der Flecke nicht mehr wesentlich, während es in der Cutis noch beträchtlich zunimmt. Wenn auch eine Einwanderung pigmentierter Bindegewebszellen in die Epidermis nicht sicher erwiesen ist, so glaubt doch Zenneck, daß für die Entstehung des Pigmentes innerhalb der Epidermiszellen kein Beweis vorliegt, da er Pigment nur zwischen, aber niemals in den Epidermiszellen selbst gefunden hat. Es handelt sich wohl um die Fortsätze der weitverzweigten Epidermischromatophoren.

Für die erwachsenen Ophidier nimmt auch Todaro (100) ein Einwandern der Chromatophoren aus der Cutis in die Epidermis an, da die Fortsätze der Cutischromatophoren mit den pigmentierten Epidermiszellen in Verbindung stehen sollen. Ebenso ist Schmidt (84) der Meinung, daß die in der Epidermis von *Tarentola mauretanica* gefundenen Melanophoren aus der Cutis eingewandert seien. Im postembryonalen Leben soll namentlich zur Zeit der Häutung das Pigment

aus der Cutis in die Epidermis übergehen, so daß der Häutungsprozeß auch der Eliminierung des Pigmentes aus dem Körper dient (WERNER, 112).

Im Gegensatz zur Pigmenteinschleppung in die Epidermis vertritt KERBERT (50) den Standpunkt, daß das Epidermispigment erst in der Epidermis entstanden ist. Es dringen unpigmentierte wandernde Bindegewebszellen in die Epidermis ein, verzweigen sich hier und bilden später Pigment. Beim ausgewachsenen Tier rücken diese Zellen alle in die Cutis hinab, wo sie die früher geschilderte Pigmentlage bilden. Als Beweis für seine Anschauung führt KERBERT an, daß bei Schlangenembryonen das Pigment früher in der Epidermis als in der Cutis erscheint. Dieser Beweisgrund ist aber nach ZENNECKs (119) Befunden hinfällig, weil es eingewandertes Pigment aus der Leibeshöhlenwand sein könnte. Da die Epidermis ontogenetisch älter ist als die Cutis, so könnte zu einer früheren Zeit in ihr bereits Pigment eingeschleppt worden sein als in der Cutis. Ferner ist die Frage der Eipigmente bei den Reptilien gar nicht genauer untersucht, so daß also das Epidermispigment eventuell sogar primäres Eipigment im Sinne EHRMANNs (s. Amphibien, p. 1496) sein könnte. Ein weiterer Beweis für die epitheliale Entstehung des Pigmentes soll darin liegen, daß einzelne Zellen nur an den Rändern der Zelle Pigment enthalten, während es in den Ausläufern fehlt; ferner finden sich in der Epidermis stark lichtbrechende Zellen, die mit Flüssigkeit erfüllt sind, während an anderen Stellen solche Zellen mit Pigment erfüllt sind. Diese drei Typen sollen nun die Uebergänge von der pigmentfreien zur pigmentierten Zelle darstellen und zeigen, daß das Pigment in der Epidermis entstanden ist. Aber auch diese Beweise sind nicht stichhaltig, denn eine solche Pigmentverteilung kommt auch bei vollkommen erwachsenen Zellen vor. Eine flüssige Vorstufe des Pigmentes ist selbst bei jüngsten Embryonen nicht gesehen worden, so daß also diese Zellen wohl nicht als Vorstufen der Melanophoren anzusehen sind. Ich muß ZENNECK (119) vollkommen beistimmen, daß bisher kein Beweis für die Pigmententstehung in der Epidermis vorliegt.

Die Entwicklung farbiger Pigmentzellen ist noch gänzlich unbekannt. Nur RATHKE (79) erwähnt, daß die beiden großen hellen Flecke in der Nackengegend der Ringelnatter bereits bei 7—8 Zoll großen Embryonen vorhanden sind. Anfangs sind sie weiß, nachher werden sie zitronengelb und endlich schwefelgelb. Mit dieser Bemerkung sind unsere Kenntnisse über die Entwicklung der farbigen Reptilienpigmente erschöpft.

Ueber die Entwicklung der Guanophoren, sowie über den Ursprung der Reptilienpigmente wissen wir noch nichts.

b) Beeinflussung der Pigmentbildung durch innere und äußere Faktoren.

1. Einfluß des Alters, Geschlechtes und der Ernährung auf die Pigmentbildung.

Von den inneren Faktoren übt wohl zweifellos das Alter einen Einfluß auf die Pigmentbildung aus, wie die bereits früher eingehend geschilderten Altersveränderungen der Färbung und Zeichnung (p. 1567) zeigen, auf die ich hier verweise, um nicht bereits Gesagtes nochmals wiederholen zu müssen. Aus den angeführten Einzeltatsachen geht hervor, daß bei den Reptilien eine gleichartige Beeinflussung der Pigmentbildung durch das Alter nicht stattfindet, sondern daß manche Arten mit zunehmendem Alter eine Pigmentvermehrung namentlich des Melanins zeigen, wahrend andere Arten eine Aufhellung zeigen, sei es durch Verminderung des dunklen oder durch Vermehrung des hellen Pigmentes.

Auch das Geschlecht hat einen bedeutenden Einfluß auf die Pigmentbildung, welcher in letzter Linie die Ursache der bereits früher (p. 1568) behandelten Unterschiede der Färbung und Zeichnung bei den beiden Geschlechtern ist. Aus den früher schon erwähnten Tatsachen ergibt sich, daß die Männchen meist, aber nicht immer, lebhafter gefärbt sind als die Weibchen, und daß manche Farben, wie z. B. die blaue Kehl- oder rote Bauchfärbung, hauptsächlich bei Männchen vorkommen. Vielfach sind die Männchen variabler in Färbung und Zeichnung, aber in den später zu behandelnden Temperaturexperimenten Kammerers (48) erwiesen sich die Weibchen verschiedener *Lacerta*-Arten leichter veränderlich in ihrer Färbung als die Männchen.

Daß zur Zeit der Geschlechtsperiode die Pigmentproduktion eine besondere Verstärkung erfährt, zeigt das Auftreten des sogenannten „Hochzeitskleides", bei dem die Farben mit besonderer Brillanz hervortreten, worauf bereits früher (p. 1570) eingegangen wurde. Zu den bereits früher genannten Beobachtungen möchte ich hier noch einige von Gadow (32) an *Cnemidophorus Deppei* und *Cnemidophorus mexicanus* angestellte Beobachtungen anführen. Bei *Cnemidophorus Deppei* erscheint die blaue und schwarze Färbung der Unterseite während der Geschlechtsperiode, aber die Färbung nimmt an Ausdehnung und Stärke noch lange Zeit nach der Paarung zu, wenn die Weibchen dick von reifen Eiern sind. Ganz ähnlich zeigt auch das trächtige Weibchen des Chamäleons gewöhnlich eine dunkel-schwarzgrüne Färbung mit goldgelben Punkten (Schreiber, 87). Manchmal ist die Pigmentvermehrung während der Sexualperiode äußerlich gar nicht sichtbar, wie bei *Cnemidophorus mexicanus*, wo sich bei beiden Geschlechtern in den tieferen Hautlagen sowie im Peritoneum und der Bekleidung der Leibeshöhlen, die ganz schwarz werden, große Pigmentmengen ansammeln (Gadow, 32). Bei den Männchen von *Lacerta agilis* tritt die grüne Fleckenfärbung nur während der Sexualperiode auf und wird alljährlich neugebildet. Alle diese Beobachtungen lassen keinen Zweifel darüber, daß die gesteigerte Pigmentbildung während der Sexualperiode nur der Ausdruck der allgemeinen Stoffwechselsteigerung ist, was insbesondere durch die intensive Färbung trächtiger Weibchen besonders deutlich hervortritt.

Daß die Ernährung entsprechend ihrer Beeinflussung des Stoffwechsels auf die Pigmentproduktion einen Einfluß haben muß, ist nach dem oben Gesagten wohl vorauszusetzen. Es haben ja auch verschiedene Forscher (z. B. Leydig, 61; Eimer, 23) an Eidechsen beobachtet, daß die aus den Winterquartieren kommenden Tiere weniger gefärbt sind als später im Frühjahr (p. 1570). Aber bei diesen Beobachtungen kommen außer dem Nahrungsmangel im Winter noch andere Faktoren für die stärkere Färbung im Frühjahr ins Spiel, wie das Herannahen der Geschlechtsperiode und Temperatureinflüsse, so daß auf Grund dieser Beobachtungen ein Einfluß der Ernährung auf die Pigmentproduktion nicht mit Sicherheit erschlossen werden kann. In der älteren Literatur findet sich eine Angabe (Fischer, 27), nach der die Farbe des Chamäleons sogar der Farbe der Nahrung entsprechen sollte, indem ein einige Tage fast ausschließlich mit Kohlweißlingen ernährtes Chamäleon sehr blaß, weißlichgrau aussah. Daß es sich hier um eine Täuschung über die Färbungsursache handelt,

ist wohl höchst wahrscheinlich. Neuerdings hat TORNIER (102) die Zeichnung der Schlangen und Eidechsen auf eine Verschiedenheit der Ernährung einzelner Hautstellen zurückführen wollen. TORNIER weist darauf hin, daß die Tiere an den Stellen, welche bei der Bewegung gefaltet werden, helle Flecke haben, während die nicht gefalteten Stellen dunkel gefärbt sind. Bei der Faltung sollen die betreffenden Hautstellen schlechter ernährt werden infolge der Verminderung des Blutstromes, wodurch die Pigmentbildung beeinträchtigt wird. Ebenso soll bei Eidechsen und Schlangen, welche auf hartem Boden mit ihrem Bauch aufliegen, die geringere oder fehlende Färbung der Bauchhaut vom Bodendruck herrühren. Gegen diese Hypothese TORNIERS läßt sich aber vieles einwenden. Erstens ist die Zirkulationsverminderung, wenn überhaupt eine solche vorhanden wäre, an den bei der Bewegung gedrückten Hautstellen keine dauernde, da ja das Tier die gleichen Hautteile abwechselnd spannt und entspannt, ferner wissen wir, daß längere Zeit gedrückte Hautstellen beim Menschen gerade stärker pigmentiert werden als nicht gedrückte. Endlich ist es unwahrscheinlich, daß der Druck auf die Haut bei den Bewegungen so groß ist, um überhaupt eine Verminderung der Zirkulation in den Kapillaren herbeizuführen.

Viel wichtiger wäre es, durch experimentelle Ernährungsversuche nach dem Muster von Stoffwechselversuchen den Einfluß der Ernährung auf die Pigmentbildung zu untersuchen. Solche Versuche fehlen aber bis jetzt noch vollständig.

2. Einfluß der Temperatur auf die Pigmentbildung.

Obwohl die verschiedensten Forscher schon seit langem darauf hinweisen, daß in den südlichen Gegenden auch die Reptilien bunter und mannigfaltiger gefärbt sind als bei uns, worauf im Kapitel Färbung und Zeichnung bereits eingegangen wurde, so hat doch erst KAMMERER (46—48) den Einfluß der Temperatur auf die Pigmentbildung experimentell zu erforschen begonnen. Es wurden verschiedene Eidechsen durch lange Zeit in je einem 25°, einem 37° warmen, sowie in einem ungeheizten Raum gehalten. Da besonders LEYDIG (61) der Feuchtigkeit eine große Bedeutung für die Färbung zuschrieb, so wurde in KAMMERERS Versuchen darauf gesehen, daß in allen drei Versuchsräumen die gleiche Feuchtigkeit herrschte. Die Versuche ergaben, daß die meisten der untersuchten Eidechsenarten bei höherer Temperatur eine dunkle Färbung annahmen, aber die verschiedenen Arten brauchten dazu verschieden lange Zeit und verschieden hohe Temperaturen. Am raschesten gelang es die vollkommene Dunkelfärbung bei jenen Arten herbeizuführen, die auch im freien Leben dunkle Lokalrassen bilden, wie *Lacerta serpa*, *Lacerta balearica*, *Lacerta vivipara*, *Lacerta oxycephala* und *Lacerta muralis*. Aber auch solche Arten, von denen freilebende Nigrinos nicht bekannt sind, werden, wenn auch weniger leicht, doch dunkel bei höherer Temperatur, so *Lacerta fiumana*, *Lacerta jonica*, *Lacerta taurica*, *Lacerta graeca*, *Lacerta mosoriensis* und *Lacerta reticulata*. Noch schwerer gelingt die experimentelle Verdunkelung der Farbe bei jenen Arten, die zwar keine melanotischen Lokalrassen bilden, aber vereinzelt als Nigrinos

auftreten, wie *Lacerta viridis* und *Lacerta agilis*, und am allerschwersten werden durch die Temperaturerhöhung die am Wüstensaum lebenden Arten verdunkelt, wie *Lacerta laevis*, *Lacerta perspicillata*, *Acanthodactylus*, *Eremias*, *Tropidosaura* und die Familie der Scincoiden.

Außerordentlich interessant ist es, daß nach Kammerers Versuchen (48) die gleiche Art von verschiedenen Standorten sich verschieden verhält gegenüber der verdunkelnden Wirkung der Wärme. Die echte *Lacerta muralis* (= *fusca* v. Bedriaga) aus Niederösterreich wurde bei 37 ⁰ in einem Jahre kohlschwarz, ebenso verhielten sich Tiere aus Nordtirol; bei noch längerer Wärmeeinwirkung traten wieder weiße Schuppenränder auf, also Zerstörung des Pigmentes an diesen vorher schwarzen Stellen. Dagegen zeigen oberitalienische *muralis*-Exemplare zur gleichen Zeit noch ihre ursprüngliche Farbe und beginnen eben erst langsam zu dunkeln. Tiere aus nördlichen Gegenden waren im 25⁰ warmen Versuchsraum binnen 1 Jahr bereits dunkler geworden, während südliche Exemplare selbst nach 3 Jahren noch keine Veränderung zeigten. In einer anderen Versuchsreihe Kammerers (47) zeigten einige *Coronella*-Exemplare von hell-gelbbrauner Farbe, welche von relativ feuchten Stellen des Böhmerwaldes stammten, in dem 25⁰ warmen Versuchsraum binnen $^3/_4$ Jahren rauchgraue Färbung, in der die früher deutliche dunkle Zeichnung kaum mehr auffiel.

Aus allen diesen interessanten Versuchen Kammerers geht hervor, daß die an höhere Temperaturen angepaßten Reptilien durch Temperatursteigerungen der umgebenden Medien um so weniger eine Aenderung der Pigmentproduktion zeigen, je höher die Temperatur ihres gewöhnlichen Aufenthaltsortes ist.

Eine weitere außerordentlich interessante Beobachtung Kammerers ist die, daß es gelingt, durch höhere Temperaturen (25⁰) Weibchen von *Lacerta muralis* männliche Färbungscharaktere, nämlich Rotfärbung des Bauches, sowie kleine blaue Flecke an den Seiten, aufzuprägen. Auch die Rückenzeichnung wird der des Männchens ähnlich. Dagegen gelingt es nicht, weißbäuchige Männchen durch höhere Temperaturen in rotbäuchige zu verwandeln, ebensowenig war es möglich, rotbäuchige Männchen durch Erniedrigung der Temperatur in weißbäuchige umzuwandeln, was jedoch bei den durch Wärmewirkung rotbäuchig bewordenen Weibchen möglich ist; doch erfordert die Rückverwandlung in der Kälte eine viel längere Zeit als die Ausbildung der roten Farbe. Denn im 25⁰ warmen Raume erlangen weißbäuchige Weibchen eine intensive Rotfärbung, die nach 3-jährigem Aufenthalt im ungeheizten Zimmer noch nicht ganz verschwunden ist, denn auf der nun gelbgrünen Bauchseite sind noch einzelne rote Flecken vorhanden. Die blauen Seitenflecken und die dunkle Rückenzeichnung ist überhaupt nicht zurückgebildet worden. Bei künstlich rotbäuchig gemachten Weibchen und bei durch Wärme zu Nigrinos gewordenen Tieren zeigt das Regenerat des Schwanzes die ursprüngliche Normalfärbung der freilebenden Lokalrasse. Erst später geht bei den durch Wärmewirkung rotbäuchigen Weibchen die Rotfärbung des Bauches allmählich auf die Unterseite des Schwanzregenerates über, während die normal rotbäuchigen Männchen gleich von Anfang an eine Rotfärbung der Unterseite des Regenerates zeigen.

Wie fest die durch Wärme beim Weibchen induzierten männlichen Färbungen geworden sind, geht am besten daraus hervor, daß die erworbene Rotbäuchigkeit auf die weiblichen Nachkommen vererbt wird, während ein rotbäuchiges Männchen diese Färbung niemals auf die weiblichen Nachkommen vererbt. In den späteren Gelegen eines rotbäuchigen Weibchens nimmt aber die Zahl der rotbäuchigen weiblichen Nachkommen ab.

Bei *Lacerta fiumana* gelang es Kammerer (48), durch langen Aufenthalt im 30° warmen Versuchsraum Uebergänge zum Melanismus zu erzielen. Diese dunklen Färbungen bilden sich aber erheblich zurück bei längerem ($1\frac{1}{2}$ Jahr) Aufenthalt im ungeheizten Versuchsraum. Höchst merkwürdig ist das Verhalten der rotbäuchigen Männchen von *Lacerta fiumana*, die im 30° warmen Versuchraum die rote Farbe des Bauches verlieren, der elfenbeinfarbig oder porzellanweiß wird, auch die blauen Seitenschildchen des Männchens hellen sich auf. Im 25° warmen Versuchsraum, der sonst die normale Färbung der *Lacerta fiumana* nicht beeinflußt, geht die durch Wärme (30°) induzierte Weißbäuchigkeit nur sehr langsam zurück. Auch die bei den Männchen von *Lacerta agilis* zur Paarungszeit auftretende grüne Flankenfärbung verschwindet während des Aufenthaltes in in einem 30—37° warmen Raume innerhalb eines Jahres und kehrt später auch zur Zeit der Geschlechtsperiode nicht mehr zurück. Desgleichen wandelt sich die blaue Kehlfärbung Südtiroler und Tessiner Exemplare von *Lacerta viridis* bei höheren Temperaturen (37°) in Gelb um, nachdem sich bei 25° an den Weibchen zuerst eine Zunahme der Blaufärbung gezeigt hat.

Jedenfalls lehren diese außerordentlich interessanten Versuche Kammerers, daß die Temperatur die Pigmentbildung in sehr wesentlicher Weise zu beeinflussen vermag. Wo der Angriffspunkt der Temperaturwirkung liegt, darüber können wir allerdings noch nichts aussagen. Aber es ist zu erwarten, daß weitere zielbewußte Versuche auch hier interessante Aufklärungen bringen werden. Vor allem wird es notwendig sein, den Eiweiß-Purinstoffwechsel der Reptilien genauer zu studieren, da gewiß Melanin- und Guaninausscheidungen bei diesen Farbenveränderungen eine große Rolle spielen. Vielleicht werden auch hier Fermentwirkungen ähnlich der Tyrosinase auf die Melaninbildung im Spiele sein (s. p. 1501).

3. Einfluß der Feuchtigkeit auf die Pigmentbildung.

Die Feuchtigkeit soll nach Leydigs (61) Meinung für die Ausbildung der dunklen Färbung von besonderer Bedeutung sein, da an feuchten Orten lebende Exemplare von *Lacerta vivipara* und *Anguis fragilis* dunkelschwarze Färbung zeigten. Außerdem hatte Leydig beobachtet, daß eine vorher braune *Lacerta agilis*, die in einem feuchten Zwinger lebte, stark dunkel wurde. Diese letzte Beobachtung beweist aber keineswegs, daß es sich hier um eine Vermehrung des dunklen Pigmentes infolge der Feuchtigkeit handelt, denn ebenso kann eine Expansion der vorher geballten Melanophoren infolge der Feuchtigkeit eingetreten sein, wodurch das Tier dunkler wurde. Auch Braun (12) hält es für möglich, daß die Melanose der auf den kleinen Felseninseln des Mittelmeeres

lebenden Eidechsen durch die Feuchtigkeit des Klimas hervorgebracht worden ist.

Gerade die gegenteilige Ansicht vertritt Kammerer (46), der auf Grund seiner Versuche gefunden hat, daß bei Eidechsen eine Austrocknung das Auftreten von dunkler Färbung infolge vermehrter Pigmentbildung hervorruft. Bei höheren Austrocknungsgraden tritt aber eine Aufhellung durch Pigmentverminderung ein. Bei den an Austrocknung gewöhnten Eidechsen kann die Austrocknung sehr weit vorgeschritten sein, bevor es zur Pigmentverminderung kommt; der Punkt der Feuchtigkeitsskala, an dem der geschilderte Umschwung eintritt, kann bei verschiedenen Exemplaren der gleichen Art höher oder niedriger liegen, je nachdem die Tiere aus wärmeren oder kälteren Klimaten stammen. Am stärksten ist der Melanismus ausgeprägt bei *Lacerta muralis Laurenti* und *Lacerta oxycephala* Duméril und Bibron. Ebenso führt Kammerer (47) die schwarze Färbung der im Böhmerwald und in den Alpen gefundenen Exemplare von *Coluber longissimus* und *Zamenis gemonensis* var. *carbonarius* auf Trockenheit, starke Besonnung und hohe Temperatur zurück. Die Trockenheit wirkt bei diesen Tieren, deren Vorfahren aus einem feuchten Klima ausgewandert waren, verdunkelnd infolge Pigmentvermehrung. Da Kammerers Versuche nur kurz mitgeteilt worden sind, wäre es sehr erwünscht, neue umfangreiche Versuchsreihen über den Einfluß der Feuchtigkeit auf die Pigmentbildung anzustellen, weil Kammerers bisherige Versuche zur Entscheidung der Frage noch nicht ausreichen.

4. Einfluß des Lichtes auf die Pigmentbildung.

Daß das Licht auch die Pigmentbildung der Reptilien beeinflußt, kann wohl als wahrscheinlich gelten, obgleich brauchbare experimentelle Untersuchungen gänzlich fehlen. Zwar hat Werner (112) angegeben, daß bei dunkel gehaltenen Eidechsen die normalerweise eintretenden Farbenveränderungen ausbleiben, da aber jede weitere Angabe über die Versuchsbedingungen fehlt, so ist leider mit dieser Angabe nichts anzufangen. Noch weniger brauchbar sind Gadows (32) Erklärungen der Zeichnung der mexikanischen *Cnemidophorus*-Arten als Wirkungen von Licht und Schatten, weil sie, wie bereits p. 1572 ausgeführt wurde, eine Reihe prinzipieller Unmöglichkeiten aufweisen, weshalb wir uns hier nicht weiter mit diesen Hypothesen zu beschäftigen brauchen. Ebenso unbrauchbar sind auch Stadelmanns (94) Versuche über den Einfluß farbiger Lichter auf die Färbung des Chamäleons. Nach Stadelmann sollte rotes Licht ungünstig auf die Versuchstiere wirken, weil Chamäleone in einem roten Glaskäfig blaß und aufgeregt waren. Bei rotem Licht sollte entweder das dunkle Pigment im Stoffwechsel verbraucht und nicht wiederersetzt werden, oder das Tier wird „allgemein so verändert, daß es kein dunkles Pigment mehr bildet". Und all diese kühnen Schlüsse gründen sich darauf, daß ein in der Sonne in einem roten Glaskasten befindliches Chamäleon blaß und aufgeregt wurde. Es verlohnt sich nicht, die ganze Kette von Versuchsfehlern und Denkfehlern aufzudecken, die in einem solchen kaum noch laienhaft zu nennenden Versuch und seiner Deutung liegen.

Die ganze Frage über den Einfluß des Lichtes auf die Pigmentbildung der Reptilien ist noch von Grund auf neu zu bearbeiten; aber

wirklich brauchbare Versuche können nur durch exakte physikalisch-physiologische Methoden erhalten werden, in denen alle zahlreichen Fehlerquellen sorgfältig zu vermeiden sind. Nur Versuche mit genauen Intensitätsmessungen und Bestimmungen der Wellenlängen bei Vermeidung von Temperatur- und Feuchtigkeitswirkungen können brauchbare Resultate liefern. Ohne diese Kautelen angestellte Versuche müssen unbedingt wertlos bleiben.

5. Pigmentanomalien.

In den vorangegangenen Ausführungen war bereits mehrfach von experimentell hervorgerufenem und in der Natur vorkommendem Melanismus der Reptilien die Rede. Der Melanismus ist die häufigste bei Reptilien vorkommende Pigmentanomalie, welche zur Aufstellung einer Reihe von Varietäten geführt hat. Wie bereits im Kapitel „Färbung und Zeichnung" ausgeführt wurde, ist bei vielen, allerdings nicht bei allen Reptilien die Jugendfärbung dunkel, weshalb Leydig (61) es für möglich hält, daß die melanotische Varietät *nigra* von *Lacerta vivipara* einfach ihr Jugendkleid beibehalten haben könnte oder als Rückbildung zu deuten wäre. Auch Werner (114) gibt an, daß die Jungen von Nigrinos in vielen Fällen von normalen Jungen kaum zu unterscheiden sind, obwohl sie in der Regel schon etwas dunkler sind und die schwarze Färbung mit dem Alter und der Zahl der Häutungen immer mehr zunimmt; sie erreicht mit vollendetem Wachstum ihre höchste Ausbildung. Bei solchen Nigrinos zeigt die mikroskopische Untersuchung der abgestreiften Epidermis vollständige Schwarz- oder Schwarzgraufärbung, die Epidermis wird dann fast undurchsichtig, während sie bei normalen Tieren hell bis dunkelbraun und durchsichtig oder durchscheinend ist. Bei *Coryphodon constrictor* (Werner, 109) ist der Melanismus der erwachsenen Exemplare sogar die Norm. In der Gefangenschaft wird die schwarze Färbung binnen zwei Jahren erreicht, bei freilebenden Tieren wahrscheinlich schon im ersten Jahr. Ebenso ist die allgemeine Melanose der Haut bei jungen Tieren von *Lacerta Lilfordi* (Braun, 12) noch nicht vorhanden. Andererseits sind zwar künstliche Nigrinos bei *Lacerta mossoriensis* de Bedriaga, *Lacerta fiumana*, *Lacerta taurica* und *Lacerta jonica* durch Wärmewirkung zu erzeugen, aber in der freien Natur sind von diesen Arten keine solchen bekannt (Kammerer, 46). *Vipera ammodytes*, deren Zeichnung und Färbung in der freien Natur sehr stark variiert, scheint trotzdem nicht zur Melanose zu neigen (Schreiber, 87). Bei manchen Arten, wie z. B. bei *Vipera berus* (Leighton, 57) scheint vollkommener Melanismus bei den Männchen vorwiegend zu sein, während teilweiser Melanismus bei beiden Geschlechtern anzutreffen ist.

Als Ursachen für das Zustandekommen des Melanismus der freilebenden Tiere werden von den verschiedenen Autoren ganz verschiedene Faktoren angeführt. Leydig (61) maß vor allem der Feuchtigkeit und dem Hochgebirgsklima eine große Bedeutung bei. Werner glaubt aber die im Hochgebirge häufigen Nigrinos verschiedener Eidechsen und Schlangen nicht auf die Kälte und Feuchtigkeit zurückführen zu müssen, sondern er nimmt andere Ursachen dafür an, besonders eine Farbenanpassung an den schwarzen Moorboden des Hochgebirgswaldes (Werner, 109, 114). Ich

kann mich aber dieser Auffassung nicht anschließen, weil Werner in einer späteren Arbeit (110, s. p. 1566) an einem großen Material verschiedener Reptilien ganz ausdrücklich gezeigt hat, daß bei diesen Tieren von einer Farbenanpassung keine Rede ist. Ich darf daher wohl mit Recht annehmen, daß Werner auch bezüglich des Melanismus der Hochgebirgsreptilien die erwähnte Farbenanpassung nicht mehr aufrecht erhalten wird.

Gerade im Gegensatz zu Leydig nehmen Schreiber (87) und Kammerer (47) an, daß die freilebenden melanotischen Eidechsen und Schlangen, welche an trockenen, stark besonnten warmen Stellen angetroffen wurden, eben gerade durch Trockenheit und starke Besonnung entstanden sind, wofür auch die von Werner (114) angeführten Fälle von Nigrinismus bei mediterranen, sowie tropischen Reptilien sprechen würden.

Als weitere Ursache für die Ausbildung des Melanismus wird die Isolierung auf kleinen kahlen Felseninseln angeführt (Werner, 114), wie bei *Lacerta muralis* var. *melissellensis* in der Adria oder *Lacerta faraglionensis* auf den Faraglionifelsen bei Capri. Aber Schreiber (87) weist darauf hin, daß gerade *Lacerta melissellensis* bei St. Andrea in der üppigsten Vegetation vorkommt.

Endlich führt Werner (109, 114) als Ursache des Melanismus das Alter der Tiere an. Viele Schlangen, welche in der Jugend und auch noch als ausgewachsene Tiere lebhafte Zeichnung zeigen, werden im Alter einfarbig und besonders melanotisch.

Auch Leukomelanismus kommt bei freilebenden Reptilien vor (Werner, 114); die schwarzen Tiere zeigen dann an einzelnen Stellen weiße pigmentlose Flecke. Leukomelanismus wurde beobachtet bei *Lacerta agilis*, *Lacerta viridis*, *Lacerta muralis*, *Vipera berus*, *Tropidonotus natrix* var. *minax*, *Zamenis gemonensis* var. *carbonarius*, *Coluber Aesculapii*.

Auch Erythrose wurde bei *Vipera berus* von Leighton (57) beschrieben, aber sie beschränkte sich nur auf die Weibchen.

Viel seltener als der Melanismus tritt vollkommener oder teilweiser Albinismus auf. Bei Schlangen ist der Albinismus noch häufiger als bei Eidechsen (Werner, 114; Tornier, 103), denn bei Eidechsen ist nur ein Fall von Albinismus bei *Lacerta muralis* bekannt (Werner, 114). Allerdings ist bei Schlangen der Albinismus meist ein unvollkommener; *Tropidonotus tessellatus* aus Dalmatien neigt oft zum Albinismus (Werner, 114). Tornier (103) glaubt, daß der Albinismus eine Hemmungsbildung darstellt, indem die Albinos auf einer außerordentlich frühen Entwicklungsstufe ihres Farbenkleides stehen geblieben sind. Diese Hemmung könnte nach Torniers Meinung dadurch zustande gekommen sein, daß bei der Entwicklung dieser Tiere ein Dotterminimum vorhanden war, das gerade zur Entwicklung der Körperform, aber nicht mehr zur Ausbildung des normalen Farbenkleides ausreichte. Der Beweis für diese Hypothese ist allerdings noch zu erbringen, wie schon früher (p. 1505) erwähnt wurde.

E. Physiologie des Farbenwechsels.

1. Allgemeine Biologie des Farbenwechsels.

Von den Reptilien zeigen die Saurier den auffallendsten Farbenwechsel, der bereits den Forschern des Altertums vom Chamäleon her bekannt war. Die erste Angabe über andere farbenwechselnde Saurier macht VALLISNIERI (105), der den Farbenwechsel der Eidechen (Ramarro) erwähnt und diese Tiere die Chamäleone Italiens nennt; ferner hat HASSELQUIST (43) den Farbenwechsel von *Lacerta stellio* (= *Stellio vulgaris* = *Agama stellio* L.) beschrieben, weiter erwähnt von den älteren Autoren bereits VAN DER HOEVEN (44), daß neben dem Chamäleon auch zwei amerikanische Saurier, *Polychrus* und *Anolis*, Farbenwechsel zeigen, weshalb sie von den Brasilianern Chamäleon genannt werden. Die hauptsächlichsten Saurier, abgesehen vom Chamäleon, bei denen Farbenwechsel beobachtet wurde, sind folgende: von Geckoniden an *Tarentola mauretanica* = *Platydactylus mauretanicus* (BOSCA, 10; SCHMIDT, 84; SCHREIBER, 87; GADOW, 33); *Tarentola annularis* (DE GRIJS, 40); *Phyllodactylus europaeus* (WIEDERSHEIM, 117); *Hemidactylus turcicus* (WERNER, 110); *Gymnodactylus Kotschyi* (SCHREIBER, 87); *Uroplatus fimbriatus* (WERNER, 116; SCHMIDT, 84).

Von den Lacertiden zeigen einen Farbenwechsel *Lacerta muralis* (LEYDIG, 61; DE BEDRIAGA, 6; DE GRIJS, 40); *Lacerta viridis* (ERBER, 24; DE GRIJS, 40); *Lacerta agilis* (DE GRIJS (40); ferner ist der Farbenwechsel zahlreicher Agamiden bekannt: *Draco* (? DUMÉRIL und BIBRON, 20); *Calotes jubatus* (KELLER, 49; DE GRIJS, 40); *Calotes versicolor*, *Calotes mystaceus*, *Calotes emma* (GADOW, 33); *Agama stellio*, *Stellio caucasicus* (DE FILIPPI, 26; GADOW, 33; SCHREIBER, 87; *Agama sanguinolenta* (DE GRIJS, 40; SCHREIBER, 87; ZANDER, 118); *Agama inermis* (DE GRIJS, 40; THILENIUS, 99); *Agama mossambica* (DE GRIJS, 40), sowie amerikanische *Agama*-Arten (PARKER, 74); *Phrynocephalus helioscopus* (ZANDER, 118; DE GRIJS, 40); *Uromastix acanthinurus* (WERNER, 113; THILENIUS, 99; PARKER, 74; GADOW, 33; DE GRIJS, 40); *Uromastix spinipes* (GADOW, 33); *Eumeces Schneideri* (DE GRIJS, 40); *Amphibolurus* (PARKER, 74); DE GRIJS, 40); *Cachrix* (PARKER, 74; DE GRIJS, 40).

Auch zahlreiche Iguaniden zeigen deutlichen Farbenwechsel: *Polychrus* (DUMÉRIL und BIBRON, 20; VAN DER HOEVEN, 44; GADOW, 33); *Anolis principalis*, *Anolis carolinensis*, *Anolis Sallei* (DUMÉRIL und BIBRON, 20; CUVIER, 19; VAN DER HOEVEN, 44; SUMICHRAST, 96; LOCKWOOD, 64; CARLTON, 18; PARKER, 74; GADOW, 33; DE GRIJS, 40); *Iguana* (DE GRIJS, 40); *Phrynosoma cornutum*, *Phrynosoma blainvillei* (DE GRIJS, 40; PARKER, 74).

Auch bei Varaniden ist der Farbenwechsel beobachtet worden, z. B. *Varanus griseus* (THILENIUS, 99; PARKER, 74). Endlich hat LEYDIG (61) bei *Anguis fragilis* einen „auf Zusammenziehung der Chromatophoren beruhenden Farbenwechsel deutlich“ wahrgenommen.

Bei Ophidiern scheint der Farbenwechsel nicht sehr auffallend zu sein, da in der von mir durchgesehenen Literatur nur sehr spärliche Angaben darüber gefunden wurden. DE GRIJS (40) behauptet, daß alle Schlangen keine Spur eines Farbenwechsels besitzen; die angeblichen Fälle von Farbenwechsel sollen dadurch zustande kommen, daß beim Ausdehnen der Haut die leb-

haften Farben oder Zeichnungen der interstitiellen Haut zum Vorschein kommen, während sie sonst durch die Schuppen bedeckt wird. Es ist wohl möglich, daß der von de Grijs angeführte Vorgang eine Rolle in vielen Fällen spielt. Sicherlich trifft das aber nicht zu beim Farbenwechsel der einheimischen Natter (*Tropidonotus natrix*), den Leydig (62) beobachtet hat, wo das Tier unter dem Einfluß verschiedener Temperaturen seine Grundfarbe von Dunkel-olivgrau zu Hell-graublau merklich abstufte. Auch an Spiritusexemplaren konnte Leydig an vereinzelten Tieren geballte Chromatophoren, an anderen expandierte Zellen sehen. An einem Exemplar war an Stellen, wo ein zweites Tier nur dunkle kugelförmige Chromatophoren aufwies, ein dunkles Netz vorhanden. Leydig berichtet, daß auch Linné vielleicht schon an einen Farbenwechsel der lebenden Schlangen gedacht habe: „Serpentes .... colore pro anni tempore, aetate, vitae genere, asservationis arteficiis quam maxime variabili.“ Auch Hasselquist (43) berichtet von zwei nicht näher bestimmten *Colubri* auf Cypern, von denen die Einwohner sagen, daß sie entsprechend der Erde, auf der sie wohnen, ihre Farbe ändern. Diese Farbenänderungen gehen rasch vor sich und verbergen die Tiere. Später hat man nur den grünen Baumschlangen einen Farbenwechsel zugeschrieben, während die übrigen Schlangen keinen besitzen sollten. Dem widerspricht aber ganz entschieden die oben angeführte Beobachtung Leydigs (62).

Bei den übrigen Reptilien (Rhynchocephalen, Cheloniern, Krokodiliern) sind mir Beobachtungen über einen Farbenwechsel aus der Literatur nicht bekannt geworden.

Selbst bei den Tieren, die sonst deutlichen Farbenwechsel zeigen, kommen Exemplare vor, die unter sonst gleichen Bedingungen keinen Farbenwechsel erkennen lassen. Das war z. B. in den Versuchen von Parker (74) der Fall bei einigen von Händlern bezogenen Exemplaren von *Phrynosoma blainvillei.* Solche Versager sind wohl häufiger, und darauf dürften manche Widersprüche der Literatur über das Vorhandensein bzw. Fehlen eines Farbenwechsels bei verschiedenen Tieren zurückzuführen sein.

Am auffallendsten und darum am längsten bekannt ist der Farbenwechsel des Chamäleons. Aber auch bei Geckoniden, z. B. *Tarentola mauretanica* (Bosca, 10; Gadow, 33; de Grijs, 40), besonders bei *Hemidactylus turcicus* (Werner, 110) ist der Farbenwechsel sehr ausgeprägt, desgleichen bei *Uroplatus fimbriatus* (Schmidt, 86) und *Gymnodactylus Kotschyi* (Schreiber, 87). Besonders lebhaft, wenn auch nicht so mannigfaltig in der Farbe, ist der Farbenwechsel verschiedener Agamiden, *Stellio caucasicus* (de Filippi, 26); *Agama sanguinolenta*, das russische Chamäleon (Schreiber, 87; Zander, 118). Seines sinnfälligen Farbenwechsels wegen wird *Calotes emma* auf der Malayischen Halbinsel Chamäleon genannt, ebenso zeigt auch *Calotes mystaceus* einen sehr ausgesprochenen Farbenwechsel (Gadow, 33). Auch bei Iguaniden, z. B. *Anolis Sallei* (Sumichrast, 96) wird von einem bedeutenden Farbenwechsel berichtet. Dagegen vollzieht sich der Farbenwechsel der Lacertilier nur innerhalb geringer Grenzen, Leydig (61) spricht von Spuren, und das ist wohl auch der Grund, warum der Farbenwechsel der *Lacerta*-Arten nicht allgemein bekannt und nur wenig untersucht ist. Auch *Phrynocephalus helioscopus* zeigt nur einen geringen Farbenwechsel (Zander, 118).

Die Mannigfaltigkeit der Farben, welche beim Farbenwechsel der Reptilien auftreten, ist außerordentlich groß. Alle die Farbe wechselnden Reptilien sind imstande, alle Uebergänge von Hell zu Dunkel, ja viele sogar bis Schwarz zu zeigen, gleichgültig welches auch die Grundfarbe sein mag, wie es z. B. bei *Tarentola mauretanica* (SCHREIBER, 87) und *Stellio caucasicus* der Fall ist. Ebenso ist der Farbenwechsel der Lacertilier meist nur auf eine Abstufung von Hell und Dunkel der Grundfarbe beschränkt, obgleich in einigen Fällen auch lebhafte Farben zum Vorschein kommen (GADOW, 33). Verhältnismäßig häufig finden sich Abstufungen zwischen mehr oder weniger Dunkelbraun zu Gelb, Weißgelb oder Grau, wie es z. B. der Fall ist bei der freilebenden *Lacerta muralis* var. *campestris* (LEYDIG, 62), *Anguis fragilis*, *Uroplatus fimbriatus* (SCHMIDT, 86), *Phrynosoma blainvillei* besonders an den krallenartigen Randschuppen (PARKER, 74), *Anolis Sallei* (SUMICHRAST, 96), *Uromastix acanthinurus* (WERNER, 113), *Hemidactylus turcicus*, welcher seine Farbe von Dunkelbraun bis Milchweiß ändert (WERNER, 110). Ein anderer gleichfalls häufiger Farbenübergang ist der von Braun oder Oliv zu Blaßgrün. Diesen Farbenwechsel zeigen z. B. *Calotes jubatus* (KELLER, 49), *Anolis principalis* (LOCKWOOD, 64), *Anolis carolinensis* (CARLTON, 18); oder aber der Farbenwechsel schwankt zwischen Grün und Gelb, wie es an den Seiten von *Lacerta agilis* der Fall ist (LEYDIG, 61).

Bunter wird die Farbenskala, wenn beim Farbenwechsel lebhaft blaue oder rote Farbentöne auftreten, die sonst nicht vorhanden sind. Dabei handelt es sich jedoch meist um lokale Färbungen. Solche bunte Färbungen zeigt das russische Chamäleon *Agama sanguinolenta*, bei dem blaurote Streifen längs den Bauchkanten auftreten, außerdem erscheint ein Ultramarinblau meist am Kehlsack beginnend, von wo es sich auf die Unterseite des Kopfes und des Bauches ausbreitet. Nur selten greift die Blaufärbung auf die Oberseite über. Die Oberseite färbt sich rostgelb oder schwefelgelb. Ziegelrot bis Bordeauxrot erscheint meist nur an den Rautenflecken der vier Längsreihen, aber das ganze Tier kann über seiner gewöhnlichen Grundfarbe einen weinroten Ton zeigen (ZANDER, 118). Interessant ist auch das plötzliche Auftreten der blauen Kehlfärbung bei Männchen von *Agama inermis* zur Begattungszeit; die Blaufärbung hält nur wenige Minuten an und verschwindet dann wieder. Aber sie kommt auch außer der Geschlechtsperiode bei starker Erregung vor, wenn z. B. fremde Tiere der gleichen Art in den gleichen Kasten gebracht werden (THILENIUS, 99); da auch noch rostrote Flecke, sowie blaßblaue Streifen über den Dornfortsätzen am Rücken auftreten können, so kann sich die Rückenfarbe von einfarbig in dreifarbig ändern.

Am reichhaltigsten ist die Farbenskala, welche das Chamäleon beim Farbenwechsel durchläuft, die ja zu der Anschauung der älteren Autoren führte, daß das Chamäleon jede beliebige Farbe annehmen könnte (siehe historische Einleitung). VAN DER HOEVEN (44) hat die Farben- und Zeichnungsänderung des Chamäleons sehr gut abgebildet. Aus der großen Reihe von Beschreibungen des Farbenspieles des Chamäleons (VALLISNIERI, 105; HASSELQUIST, 43; LEVEILLÉ und BERNEAUD, 58; GERVAIS, 35; FISCHER, 27; MILNE-EDWARDS, 67, 68; POUCHET, 78; KELLER, 49; GADOW, 33; SCHREIBER, 87; THILENIUS, 99; STADELMANN, 94) will

ich nur die klassisch gewordene von Brücke (14) anführen. Beim Chamäleon können alle Uebergänge von Gelb, Orange nach Grün und Blaugrün vorkommen, ferner Uebergänge zu Braun, Schwarz und Grau, ferner Weiß und endlich an der Sonne Schillerfarben. Aber im Farbenwechsel treten nicht alle eben genannten zwar möglichen Farben auf, sondern immer nur eine ganz beschränkte Zahl derselben. Eine gelbe Stelle kann nur grün oder mehr oder weniger schmutzigbraun, schmutziggrau oder schwarz werden; eine fleischfarbene Stelle kann nur rostbraun bis schwarz werden. Eine weiße Stelle kann ihre Farbe über die Zwischenstufen Neutralgrau, Blaugrau, Violettgrau, Braun in Schwarz übergehen lassen. Blau und Rot ist von den meisten Autoren nicht beobachtet worden, wohl aber erwähnen Milne-Edwards (67, 68), Fischer (27) und Mieg (66) auch Rot. Ein ganz rotes Chamäleon sah Voeltzkow (106) auf Madagaskar.

Die Ursache des Farbenwechsels ist in den Pigmentverschiebungen innerhalb der Haut gelegen, wie wir seit den Untersuchungen Milne-Edwards' (67, 68) und Brückes (14) wissen; alle übrigen Anschauungen über das Zustandekommen des Farbenwechsels, welche vor und selbst nach diesen Arbeiten veröffentlicht wurden, sind falsch. Ich verweise bezüglich der Auffassungen, welche die verschiedenen Autoren ausgesprochen haben, auf die historische Einleitung, in der die wichtigsten dieser Irrtümer behandelt worden sind.

Der Umfang des Farbenwechsels ist selbst bei dem seine Farbe leicht ändernden Chamäleon bei verschiedenen Tieren unter sonst gleichen Bedingungen sehr verschieden stark (Keller, 49; Gadow, 33). Es kommen Fälle vor, daß selbst im Sonnenlicht einzelne Tiere verhältnismäßig hell bleiben (Keller, 49), und *Chamaeleo pumilus* hat überhaupt einen beschränkteren Farbenwechsel als *Chamaeleo vulgaris* (Gadow, 33). Je munterer die Tiere sind, um so lebhafter ändert sich die Farbe und Zeichnung, wie bereits den alten Naturforschern bekannt war.

Auf den Umfang des Farbenwechsels hat das Alter der Tiere einen unzweifelhaften Einfluß, wie zuerst Leydig (61) an *Anguis fragilis* beobachtet hat. Einjährige Tiere haben noch die weiße Rückenfärbung, aber über Nacht waren auf dem mit Ausnahme der dunklen Rückenlinie ganz weißen Rücken zwei zarte Längslinien erschienen. Im zweiten Jahr stehende Tiere zeigten auf dem Rücken das schönste Kastanienbraun mit einem schwarzen Längsstreifen in der Mitte. Am anderen Tage war das Kastanienbraun in ein ganz leichtes Gelbbraun übergegangen, auf dem sich jederseits neben dem schwarzen Längsstreifen ein paar andere, wenn auch nur schwache bräunliche Längsbänder abhoben. Bei *Stellio caucasicus* (de Filippi, 26) besitzen junge Tiere überhaupt keinen Farbenwechsel, während bei *Agama sanguinolenta* (Zander, 118) die jungen Tiere zwar einen Farbenwechsel besitzen, aber sie können noch keine ultramarine Färbung annehmen. Die volle Farbenskala erscheint erst mit der Geschlechtsreife. Im Gegensatz zu diesen Fällen zeigen junge Tiere von *Iguana* (de Grijs, 40) und *Uromastix acanthinurus* (Thilenius, 98) einen umfangreicheren Farbenwechsel als ältere Tiere. Genauere, namentlich systematische Untersuchungen über diesen für die allgemeine Biologie des Farbenwechsels sehr wichtigen Punkt fehlen aber noch vollständig.

Das Geschlecht hat nicht nur auf die Färbung, sondern auch auf den Umfang des Farbenwechsels einen deutlichen Einfluß, wie aus den Beobachtungen von ZANDER (118) an *Agama sanguinolenta* hervorgeht, wo die Weibchen häufiger rote Töne zeigen als die Männchen, während die Blaufärbung nur bei Männchen vorkommt; ebenso erscheinen bei *Agama inermis* ganz plötzlich kobaltblaue Streifen an der Kehle nur beim Männchen (THILENIUS, 98). Bei *Calotes mystaceus* (GADOW, 33) zeigt ebenfalls das Männchen einen lebhaften Farbenwechsel, in dem verschiedene lebhaft blaue Töne vertreten sind neben Rotbraun, während die Weibchen unansehnlich braun-erdfarben sind.

Zur Zeit der Geschlechtsperiode tritt auch bei Eidechsen, selbst bei Weibchen ein auffallender Farbenwechsel ein. Das geht aus einem von VALLISNIERI (105) beobachteten, allerdings fälschlich als Kampf gedeuteten Begattungsakt hervor (LEYDIG, 61). Das Weibchen zeigte kaffeefarbige Streifen mit wenig Grün. Am anderen Tage zeigte das kleine dickbäuchige Tier (Weibchen) ein schönes Grün mit schwarzen Punkten übersät, dann Weiß, Rosa und gelbe Farben. Nur die Schnauze allein hatte noch die am Tage vorher beobachtete kaffeebraune Färbung, aber auch hier begann bereits die Grünfärbung mit schwarzen Punkten. Wie stark die geschlechtliche Erregung während des Coitus die Färbung ändert, geht aus einer Angabe von GADOW (33) hervor. *Calotes versicolor* zeigt bei den vorbereitenden Bewegungen zur Begattung blaßgelbliche Fleischfarbe mit einem beträchtlichen dunklen Fleck auf jeder der stark ausgedehnten Kehltaschen. Wenn man das Tier aufscheucht, fängt oder tötet, so verschwinden die dunklen Flecke vollständig.

An den Farbenänderungen nehmen auch bei den Reptilien nicht alle Hautbezirke in gleichem Umfang teil. Selbst beim Chamäleon, wo sich die Farbenveränderungen fast auf den ganzen Körper erstrecken, ist eine weiße Längslinie der Unterseite vorhanden, welche sich vom Kopf bis zum Schwanzende erstreckt, die stets unverändert bleibt (VALLISNIERI, 105); VAN DER HOEVEN, 44; BRÜCKE, 14; WEISSENBORN, 108; TURNER, 104; KELLER, 49; SCHREIBER, 87; GADOW, 33). Ferner zeigen die Vola manus und Planta pedis, sowie die Innenseiten der Extremitäten, ferner der Schwanz des Chamäleons eine sehr wesentlich geringere Farbenänderung als die übrigen Körperregionen, ja an den erstgenannten ist überhaupt kaum eine Aenderung ihrer schmutzigbraunen Farbe vorhanden (VAN DER HOEVEN, 44; KELLER, 49). Bei vielen Reptilien ist die Farbenveränderung im wesentlichen oder vollkommen auf die Oberseite beschränkt. Das ist der Fall bei *Anolis carolinensis*, *Varanus griseus*, *Uromastix acanthinurus*, *Agama inermis* und anderen (CARLTON, 18; THILENIUS, 98; SCHREIBER, 87). Obgleich *Phrynosoma blainvillei* (PARKER, 74) ebenfalls am ganzen Rücken eine deutliche Farbenveränderung von Kastanienbraun zu hellerem Braun zeigt, so ist doch der Farbenwechsel am allerauffallendsten an den krallenartigen Randschuppen, die sogar gelblichweiß werden können.

Wenn auch das Ueberwiegen des Farbenwechsels auf der Oberseite weitaus die Regel ist, so zeigt doch *Stellio caucasicus* nach den Angaben von DE FILIPPI (26) gerade das Gegenteil; denn hier ist der Farbenwechsel der Unterseite, namentlich am Thorax und am Bauche, viel stärker als am Rücken, aber selbst bei diesem Tier ist auf der Bauchseite ein länglicher medianer Streifen, der seine

Farbe nicht oder nur bei ganz extremer Farbenänderung des Tieres ein wenig ändert.

So verschiedenartig auch die bei Reptilien während des Farbenwechsels auftretenden Zeichnungsänderungen sein mögen, so stimmt doch die überwiegende Mehrzahl der Forscher mit Vallisnieri (105) und van der Hoeven (44) überein, daß nicht nur beim Chamäleon, sondern auch bei anderen Zeichnungsänderungen zeigenden Reptilien die Zeichnung eine konstante ist, die nur mehr oder weniger, bzw. gar nicht hervortritt, je nach der Farbenänderung des Grundes und der Zeichnung selbst (Brücke, 14; Gervais, 35; Turner, 104; Keller, 49; Zander, 118; de Grijs, 40). Eine gegenteilige Ansicht scheinen Duméril und Bibron (20), sowie Mieg (66) zu vertreten. Obwohl Duméril und Bibron ausdrücklich anführen, daß die Zeichnung der Augenlider sowie der Längsbänder, einzelner Flecke und die Ringelzeichnung des Schwanzes konstant ist, heben sie hervor, daß die Lateralflecken nicht immer an der gleichen Stelle erschienen, ferner treten bei der Erregung des Tieres manchmal Längs-, manchmal Querbänder auf. Ebenso scheint wohl Thilenius (99) der Ansicht zu sein, daß beim Männchen von *Uromastix* eine Aenderung der Grundzeichnung vorhanden ist, wenn es zuweilen ein zusammenhängendes Netzwerk, zuweilen unzusammenhängende verschmälerte Linien zeigt. Aber auch diese Fälle können nicht mit Sicherheit als Aenderung des Zeichnungssystems betrachtet werden, denn schon Brücke (14) hatte beim Chamäleon beobachtet, daß nur selten die ganze Zeichnung von den stattgefundenen Veränderungen in der gleichen Weise betroffen wird, zumal einige Zeichnungselemente sehr beständig sind. Dazu sind beim Chamäleon vor allem zu zählen die oberen Reihen der Lateralflecke und die Kopfstreifen (Brücke, 14; Gervais, 35). Es gibt aber auch Chamäleone, welche wochenlang absolut keine Zeichnung erkennen lassen. Ebenso kann bei *Agama sanguinolenta* (Zander, 118) die Zeichnung bis zum völligen Verschwinden abblassen; andererseits muß die Zeichnung ebenfalls verschwinden, wenn die Tiere vollkommen schwarz werden, wie es beim Chamäleon in der Sonne der Fall ist (Keller, 49). Auch bei *Iguana*, *Calotes* kann die Zeichnung während des Farbenwechsels vollkommen verschwinden (de Grijs, 40), dagegen zeigt *Anolis principalis* niemals ein solches Verschwinden der Zeichnung, welche ihre braune Farbe beibehält, selbst wenn das Tier seine Farbe von einem starken Braun zu einem hellen Grün geändert hat.

Ein anderes, am Chamäleon zuerst von van der Hoeven (44) und Brücke (14) beobachtetes Phänomen ist die Umkehr der Zeichnung. Bei gut ausgebildeter Zeichnung sind die Lateralflecken gewöhnlich heller, die Kopfstreifen, Stippchen und Bänder dunkler als der Grund; in einzelnen Fällen kehrt sich aber die Zeichnung um, so daß dann die Lateralflecke dunkler und die übrige Zeichnung heller als der Grund wird. Diese Umkehr der Zeichnung ist besonders häufig am Morgen zu erkennen und verliert sich wieder am Tage. Dunkle Lateralflecken auf hellem Grund sieht man auch häufig, wenn sonst keine Zeichnung vorhanden ist. Auch beim Erblassen des Chamäleons sind oft nur noch die Lateralflecken zu erkennen. Alle Fälle von Zeichnungsänderung lassen sich darauf zurückführen, daß die in ihrer Form konstante Zeichnung zwar unverändert bestehen bleibt, aber sowohl die Farbe des Grundes, als

auch die der Zeichnung sich unabhängig voneinander ändern können. Das ist der Fall bei *Anolis carolinensis, Agama sanguinolenta* und *Agama inermis, Phrynocephalus, Iguana, Calotes* und *Chamaeleo* (DE GRIJS, 40). Bei einer Reihe anderer Reptilien, wie z. B. Lacertiden, *Tarentola annularis, Sceloporus undulatus, Crotaphytus collaris, Phrynosoma cornutum, Amphibolurus barbatus, Agama mossambica, Agama stellio, Cachryx defensor*, ändert sich die Farbe des Grundes und der Zeichnung gleichsinnig, weshalb bei diesen Tieren die Zeichnung nicht verschwindet.

Die Angaben über die Geschwindigkeit, mit der sich der Farbenwechsel bei den Reptilien vollzieht, lauten bei den verschiedenen und bei den gleichen Arten außerordentlich verschieden. Das ist ganz selbstverständlich, wenn man bedenkt, daß die einzelnen Forscher die Tiere unter ganz verschiedenen Versuchsbedingungen zu verschiedenen Zeiten, mit verschiedenen Reizmodalitäten, bei verschiedenen Temperaturen, mit verschiedenen Intensitäten der gleichen Modalität, z. B. Licht, untersucht haben. Hier fehlen brauchbare messende Versuche noch vollkommen. Immerhin lassen sich aus dem Chaos doch schon einige Tatsachen herausschälen.

Eine Reihe von Autoren (SPITTAL, 92; DUMÉRIL und BIBRON, 20; LEVEILLÉ und BERNEAUD, 58) berichten über einen plötzlichen Farbenwechsel beim Chamäleon, wenn man ein Tier mit Wasser bespritzt (SPITTAL, 92), während DUMÉRIL und BIBRON (20) in anderen Fällen, ebenso wie MILNE-EDWARDS (67, 68) auch beim Chamäleon einen langsamen Farbenwechsel beobachtet haben. Zum Teil hängen diese Verschiedenheiten wohl auch damit zusammen, daß nach BRÜCKE (14) die Retraktion des Pigmentes viel langsmer verläuft als die Expansion. Bei einem dunklen Tier war nach wenigen Minuten bereits eine Aufhellung zu sehen, die nach 10 Minuten schon sehr deutlich war; nach $^1/_2$ Stunde war das Tier ganz blaß geworden, so daß von einer Zeichnung nichts mehr zu sehen ist. Ein durch Dunkelaufenthalt blaß gewordenes Tier wurde in der Sonne schon nach wenigen Sekunden dunkel, und nach einigen Minuten war es dunkler als vor der Dunkelhaft. WEISSENBORN (108) sah ein helles Chamäleon auf der der Sonne zugekehrten Seite binnen 1 Minute blauschwarz werden. Nach KRUKENBERG (54) sollen aber Expansion und Retraktion des Pigmentes gleich schnell vor sich gehen. Da aber KRUKENBERG keine zahlenmäßigen Zeitangaben macht, so werden dadurch BRÜCKES Angaben nicht im mindesten erschüttert, zumal auch PARKER (74), sowie PARKER und STARRATT (75) bei messenden Versuchen an *Phrynosoma blainvillei* und *Anolis carolinensis* (auch CARLTON, 18) durchwegs fanden, daß die Expansion sehr wesentlich rascher verläuft als die Retraktion des Pigmentes. Wie sehr die Reizintensität die Schnelligkeit des Farbenwechsels beeinflußt, kann man aus Beobachtungen von KELLER (49) vermuten, in denen ein Chamäleon an einem trüben Tag auf der dem Fenster zugekehrten Seite nach $^1/_2$ Minute deutlich dunkler wurde, während bei Bestrahlung mit einer Bogenlampe nach 1 Minute schon starke Dunkelheit eintrat. Freilich ist der Versuch nicht rein, weil weder Intensitätsbestimmungen des Lichtes gemacht wurden, noch eine etwaige Wirkung ultravioletter Strahlen in Rechnung gezogen wurde. Sehr wesentlich wird die Geschwindigkeit des Farbenwechsels durch höhere Temperatur beschleunigt. In Versuchen von PARKER und STARRATT (75) brauchte

Anolis zur Expansion des Pigmentes bei 20° 4,23 Minuten, bei 35° nur 2,8 Minuten. Die Retraktion des Pigmentes erfolgte bei 10° in 19,6 Minuten, bei 30° in 10,9 Minuten. Außerdem scheint auch die Tageszeit für die Schnelligkeit des Farbenwechsels von Bedeutung zu sein, da Spittal (92) angibt, daß der bei Tage in Intervallen von 10—15 Minuten sich vollziehende fortwährende Farbenwechsel des Chamäleons zur Nachtzeit langsamer und weniger umfangreich verläuft.

Einen auffallend raschen Farbenwechsel besitzt *Phyllodactylus europaeus,* der nach Wiedersheim (117) „so plötzlich eintritt, daß man oft, nachdem man das Tier einen Augenblick aus dem Gesicht gelassen hat, in Zweifel gerät, ob man das früher beobachtete Exemplar noch immer vor Augen hat". Ganz ähnlich rasch dunkelt ein beim Oeffnen einer Kellertür milchweißer *Hemidactylus turcicus* zu graubraun im Tageslicht (Werner, 110). Endlich sei noch an das von Thilenius (99) beobachtete plötzliche Auftreten und rasche Verschwinden der blauen Kehlfärbung der Männchen von *Agama inermis* erinnert.

Langsamer als beim Chamäleon verläuft der Farbenwechsel von *Varanus griseus* und *Uromastix acanthinurus* (Thilenius, 98); am langsamsten dürfte wohl der Farbenwechsel der *Lacerta*-Arten erfolgen (de Bedriaga, 6).

Die Frage, ob bei Reptilien ein periodischer Farbenwechsel vorkommt, ist vielfach diskutiert worden, ohne daß es heute möglich ist, mit Sicherheit zu sagen, daß eine solche Periodizität der Färbung zu verschiedenen Tageszeiten nicht besteht. Die erste Angabe über einen periodischen Farbenwechsel rührt von Johannes Vesling (Bartholinus, 4) her, nach dessen Beschreibung die Chamäleone morgens und abends eine grüne Farbe zeigen, mittags schwarz sind. Gegen die Nacht zu blaßt die Färbung ab, und um Mitternacht sind die Tiere weiß. Diese Angaben wurden mit unwesentlichen Abänderungen immer wieder gemacht, meist in der Form, daß nachts im Schlafe die Tiere am hellsten sind und am Morgen nach dem Erwachen allmählich dunkler werden, wobei besonders dem Schlaf eine wesentliche Bedeutung für die Aufhellung zugesprochen wurde (Vallisnieri, 105; Duméril und Bibron, 20; Milne-Edwards, 67, 68; Bert, 7; Fischer, 27; Studiati, 95; Spittal, 92; Weissenborn, 108; Slight, 90; Gadow, 33). Krukenberg (54) geht sogar so weit, zu behaupten, daß die Chamäleone zu jeder Tageszeit im Schlaf blaß werden und eine eventuelle Zeichnung während des Schlafes der Ausdruck von Traumbildern sei. Eine Diskussion dieser Phantasterei Krukenbergs ist zwar überflüssig, aber ich möchte doch bemerken, daß die Konstatierung des Schlafes bei Reptilien gar nicht so leicht sein dürfte, da ein regungsloses Daliegen noch lange nicht identisch mit dem Schlaf ist.

Die Aufhellung zur Nachtzeit wurde auch bei *Anolis principalis* bzw. *Anolis carolinensis* gefunden (Lockwood, 64; Carlton, 18).

Auch Brücke (14) hatte bei seinen Beobachtungen gefunden, daß die Chamäleone zur Nachtzeit hell werden, aber er führt diese Aufhellung weder auf den Schlaf, noch auf einen periodischen Farbenwechsel, sondern nur auf die Dunkelheit zurück. Das Chamäleon wird zu jeder Tages- oder Nachtzeit im Lichte dunkel und in der Dunkelheit hell. Allerdings konnte Brücke beobachten, daß die

Tiere in der Morgendämmerung etwas dunkler sind als in der Abenddämmerung. BRÜCKE führt das darauf zurück, daß die Tiere überhaupt dunkler werden, wenn sie nach langem Aufenthalt im Dunkeln dem Licht ausgesetzt werden. Ebenso wie BRÜCKE, hält auch CARLTON (18) die nächtliche Aufhellung von *Anolis* für eine Reaktion auf Dunkelheit.

Immerhin kann ich nicht ohne weiteres zugeben, daß BRÜCKES und CARLTONS Versuche die Fragen nach der Existenz eines periodischen Farbenwechsels in negativem Sinne entschieden haben, denn wenn ein periodischer Tag- und Nachtfarbenwechsel vorhanden wäre, so wäre damit die Reaktion auf künstliche Belichtung und Verdunkelung noch nicht ausgeschlossen, wie ja die Versuche an Crustaceen (s. diese p. 1349) ergeben haben. Eine Entscheidung dieser Frage kann nur durch genau messende Versuche mit konstanter Lichtintensität herbeigeführt werden.

Außer dem beschriebenen Tag- und Nachtfarbenwechsel zeigt das Chamäleon einen fortwährenden Farbenwechsel, der sich in Zeiträumen von etwa 1/4 oder 1/2 Stunde abspielt, der des Nachts jedoch fehlt (SPITTAL, 92). Das fortwährende proteusartige Wechseln von tausend Farben, wie es VALLISNIERI (105) schildert, war wohl nur eine rhetorische Ausschmückung des eben erwähnten Farbenwechsels.

Schon im Altertum wurde behauptet, daß das Chamäleon die Farbe seiner Umgebung annehme (ANTIGONUS CARYSTIUS, 2; OVID, 73). Später hat GODDART (38) das Zustandekommen der Farbenübereinstimmung zwischen Tier und Umgebung dadurch erklärt, daß das Chamäleon das Licht der Umgebung mit seinen Höckerchen wie mit Spiegeln reflektiere, eine Auffassung, der auch noch DUMÉRIL und BIBRON (20) huldigten. Aber kurze Zeit darauf wurde die Schutzfunktion des Farbenwechsels als Anpassungsfarbenwechsel hervorgehoben, eine Erklärung, die unter dem Einfluß der DARWINschen Selektionshypothese als einzig zutreffende allgemeine Anerkennung fand. Gegenüber denjenigen älteren Autoren, welche durch Versuche keine Farbenübereinstimmung mit der Umgebung finden konnten, wendete MIEG (66) ein, daß das Chamäleon seine grüne Anpassungsfarbe an die Hecken, auf denen es lebt, nur in seiner afrikanischen Heimat zeige, dann ist aber die Uebereinstimmung eine sehr genaue, denn auf einem Feigenbaum war das Tier hellgrün, auf Myrten dagegen dunkelgrün. Diese Farbenanpassung des Chamäleons an die Farbe der Blätter bzw. des Holzes, wurde mit unwesentlichen Modifikationen der Hypothese von GERVAIS (35), KELLER (49), DE GRIJS (40), GADOW (33), FODERÀ (28) behauptet. Ebenso wird der Farbenwechsel von *Phyllodactylus europaeus* (WIEDERSHEIM, 117), *Tarentola mauretanica* (GADOW, 33), *Uroplatus fimbriatus* (SCHMIDT, 86) und *Anolis principalis* (DE GRIJS, 40) als im Dienste der Farbenanpassung stehend angesehen.

Gegen die Fähigkeit des Chamäleons, die Farbe der Umgebung anzunehmen, sprach sich bereits PERRAULT (76) aus. Er erklärte das Hellwerden des Chamäleons beim Einschlagen in ein weißes Leintuch als Kältewirkung. Weder schlafende noch wachende Chamäleons zeigten die Farbe ihrer Umgebung, wenn sie auf verschiedenfarbige Tücher gesetzt wurden (VALLISNIERI, 105), oder wenn die Tiere mit „allerlei gefärbten Sachen,

Blumen, Kleidern, Gemälden u. dgl.“ umgeben wurden (Hasselquist, 43). Turner (104) wiederholte Vallisnieris Versuche mit farbigen Papieren mit dem gleichen Erfolg, daß eine Farbenanpassung an die Farbe der Umgebung nicht besteht, er fand nur eine gewisse Annäherung der Farbe des Chamäleons an die Farbe der Zweige der Bäume, auf denen das Tier wohnt. Ebenso haben van der Hoeven (44), Fischer (27), Spittal (92), Weissenborn (108) und Thilenius (99) beim Chamäleon keine Anpassung an die Farbe der Umgebung konstatieren können, ein gleiches gilt auch von *Agama inermis* (Zander, 118) und *Anolis principalis* (Lockwood, 64).

Alle diese Versuche sprechen mit aller Entschiedenheit gegen eine Farbenanpassung der Tiere mit Hilfe des Farbenwechsels. Man müßte schon zu ganz gekünstelten Hypothesen greifen, um die Ergebnisse der experimentellen Prüfung abzuschwächen, wie es in der Tat Foderà (28) getan hat, welcher allen Ernstes behauptet, das Chamäleon zeige nur dann selbst in der freien Natur eine Anpassung an die Farbe der Sträucher, wenn es sich vor etwas fürchte. In der Gefangenschaft, wo sich das Tier an die fremdartige Umgebung gewöhnt hat, zeigt es deshalb keinen Anpassungsfarbenwechsel mehr. Ich glaube nicht, daß sich dieses Argument ernstlich einer Anerkennung erfreuen dürfte, da solche Argumentationen unbeweisbar sind; denn wie soll man mit Sicherheit sagen, ob sich ein Chamäleon vor etwas fürchtet oder nicht.

Den psychischen Erregungen wurde von jeher ein großer Einfluß auf den Farbenwechsel zugeschrieben. So berichten Theophrast (97) und Seneca (89), daß das Chamäleon aus Furcht seine Farbe ändere. Bei der Unsicherheit, mit der psychische Affekte bei Tieren zu klassifizieren sind, kann es denn auch nicht wunderbar erscheinen, daß hier allerlei einander widersprechende Angaben in der Literatur sich vorfinden. Die einen Forscher geben an, die Chamäleone werden aus Zorn blaß, andere finden zornige Tiere dunkel; ebenso geht es mit den Angaben über die Färbung infolge von Furcht. Wie weit solche Deuteleien selbst ernste Naturforscher verführen können, geht aus einer Bemerkung Milne-Edwards' (67) hervor, der beschreibt, daß ein dunkelflaschengrünes Chamäleon mit apfelgrünen Seiten eine Ausdehnung der apfelgrünen Farbe über den ganzen Körper zeigte, wenn man es an das Fenster setzte und das Tier „Hoffnung hatte zu entfliehen“. Für den Physiologen sind derartige Angaben sowie die „*Phyllodactylus Kotschii* wird bei seelischen Affekten blaß“ (Schreiber, 87), einfach absolut wertlos und unverständlich. Ebenso unverständlich sind Krukenbergs (54) Angaben, daß psychische Einflüsse eine größere Wirkung haben als die durch Licht bewirkten Reizungen.

Aus allen Angaben über sogenannte psychische Einflüsse auf den Farbenwechsel, was eigentlich gleichbedeutend mit ganz unklarer Versuchsanordnung ist, können wir nur sagen, daß plötzliche Reizungen einen Effekt auf die Färbung haben, der in vielen Fällen beim Chamäleon im Auftreten einer mehr oder weniger ausgesprochenen Verdunkelung und Hervortreten von Fleckenzeichnungen oder Pünktelungen besteht (van der Hoeven, 44; Weissenborn, 108 u. a.). Etwas genauer präzisiert worden sind diese unbestimmten Reizungen von Brücke (14), der beobachtete, daß sich lebhaft bewegende, oder eben bewegt habende Chamäleone selbst in der

Sonne helle Färbung zeigen, wo sonst ruhende Tiere dunkel sind. Wenn die Tiere miteinander kämpfen, können sie ganz dunkel, sogar schwarz werden, beim Anfassen der Tiere mit der Hand tritt eine kleinfleckige dunkle Zeichnung auf, die auch beim Fressen manchmal vorhanden ist. In diesen Fällen handelt es sich meiner Meinung nach wohl um verschiedene Intensitäten mechanischer Reizungen.

Auch bei anderen Reptilien sind derartige Beobachtungen gemacht worden. *Calotes versicolor* wird bei plötzlichen Reizungen oder bei der Nahrungsaufnahme hell, ferner ändern die Männchen beim Kampfe ihre Farbe (GADOW, 33), und Männchen von *Agama inermis* zeigen bei plötzlicher Beunruhigung ein rasches Auftreten und Wiederverschwinden der blauen Kehlflecken; bei solchen psychischen (?) (THILENIUS, 98) Erregungen tritt auch eine Expansion der Chromatophoren am Rücken auf.

2. Koloratorische Wirkung des Lichtes.

Der Einfluß des Lichtes auf den Farbenwechsel des Chamäleons und einiger anderer Reptilien gehört zu den längst bekannten und am häufigsten untersuchten Erscheinungen. Da die Wirkungen des Lichtes sehr konstant und sinnfällig sind, so ist bei der überwiegenden Mehrzahl der Untersuchungen eine große Uebereinstimmung wenigstens bezüglich des Verhaltens des Chamäleons zu konstatieren, das im Lichte dunkel wird und in der Dunkelheit Aufhellung zeigt. In allen Versuchen über die Beeinflussung des Farbenwechsels durch Licht sind wesentliche Fortschritte nicht mehr gemacht worden, seit den ersten diesbezüglichen Versuchen von DE PEIRESC (34), DE MONCONY (69), PERRAULT (76), VALLISNIERI (105), denn diese Autoren hatten bereits beobachtet, daß die Tiere am Licht und besonders in der Sonne dunkel werden und bei ihrem Uebergang von der hellen zur dunklen Färbung die verschiedene dunkle Fleckenzeichnung deutlicher hervortreten lassen. Ebenso hatten diese Autoren bereits beobachtet, daß die Chamäleone des Nachts und im Schatten hell werden, und DE MONCONY (69) sah bereits ein helles Chamäleon, das er mit einer Kerze beleuchtete, dunkel werden. Auch war den Forschern des 17. Jahrhunderts bereits bekannt, daß bei ungleich starker Beleuchtung der beiden Seiten eines Chamäleons die dem Licht zugekehrte Seite dunkler ist als die von der Lichtquelle abgewendete (DE PEIRESC, 34). Die Forscher bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts (MURRAY, 70; VROLIK, 107; SPITTAL, 92, 93; MILNE-EDWARDS, 67; VAN DER HOEVEN, 44; DUMÉRIL und BIBRON, 20; TURNER, 104; FISCHER, 27; MIEG, 66; GERVAIS, 35; WEISSENBORN, 108) wiederholten die alten Versuche mit ganz unwesentlichen Abänderungen und mit den genau gleichen Ergebnissen. So wickelte WEISSENBORN seine Versuchstiere in Flanell oder ein Hasenfell ein, um sie vom Licht abzuschließen, wobei die Tiere hell wurden; wurden die Chamäleons plötzlich in das volle Sonnenlicht gebracht, so wurden sie binnen einer Minute dunkelblauschwarz.

Selbst BRÜCKE (14) ist in seinen Versuchsanordnuugen nicht wesentlich von denen der früheren Forscher abgewichen, nur daß er den zeitlichen Ablauf der Farbenänderungen im Licht etwas ge-

nauer verfolgte. Bringt man ein dunkles Chamäleon in einen dunklen Raum, so ist es schon nach wenigen Minuten deutlich heller geworden, nach 10 Minuten ist die Farbenveränderung bereits auffallend, und nach $1/_2$ Stunde ist das Tier bereits so blaß, daß es keine Zeichnung mehr erkennen läßt. Wird das Tier wieder ans Licht gebracht, so wird es schon in wenigen Sekunden wieder dunkler und ist nach einigen Minuten meist dunkler, als es vor dem Versuch war. Lokale Belichtung oder Beschattung der Haut (Umlegen von Stanniolringen) hatte den gleichen lokalen Erfolg, wie er sonst bei Belichtung oder Verdunkelung des ganzen Tieres auftritt, Versuche, auf die ich später noch zurückkommen werde. Von den Forschern, welche nach Brücke sich mit dem Farbenwechsel des Chamäleons beschäftigten, haben de Bedriga (6), Keller (49), Thilenius (99) und Stadelmann (94) die Angaben der früher genannten Autoren nur bestätigt.

Bereits Brücke (14) war es aufgefallen, daß beim Chamäleon das Licht, sogar das direkte Sonnenlicht, nicht immer eine Verdunkelung hervorbringt; das ist besonders bei Tieren der Fall, die sich stark bewegen oder eben bewegt haben. Diese Tiere können ganz hell sein. Auch Keller (49) fand solche Tiere, die in der Sonne aus unbekannten Gründen hell bleiben, obwohl auch bei diesen Tieren die vom Licht abgewendete Seite deutlich heller war als die andere. Diese individuellen Abweichungen erscheinen mir deshalb wichtig, weil sie die mit den anderen Beobachtungen nicht übereinstimmenden Angaben von Hasselquist (43), Slight (90) und Krukenberg (54) hinreichend erklären; denn Hasselquist gibt an, daß beim Chamäleon „die Farbenveränderung von schwarz nach gelb“ in der Sonne erfolgt, und Slight findet das Chamäleon im Sonnenschein steingrün (greenish stone colour) und blaß. Krukenberg (54) hält überhaupt den Einfluß des Lichtes auf den Farbenwechsel für sehr gering und behauptet im Gegensatz zu allen übrigen Forschern mit Ausnahme von Foderà (28), bei Annäherung zweier Kerzen an ein schlafendes Chamäleon keine auffälligen Verdunkelungen gesehen zu haben, wohl aber läßt er die verdunkelnde Wirkung des direkten Sonnenlichtes gelten. Für seine Auffassung, daß das Licht bedeutungslos für den Farbenwechsel sei, hat Krukenberg auch nicht einen stichhaltigen Beweis beigebracht. Denn sein Hauptargument ist, daß das Licht die durch Alkaloide hervorgebrachten Färbungen nicht zu ändern vermag. Mit genau dem gleichen Recht könnte Krukenberg behaupten, das Licht sei für die Pupillenreaktion bedeutungslos, weil am atropinisierten oder mit Eserin vergifteten Auge die Pupille auf Licht nicht reagiert.

Viele Autoren haben angegeben, daß der Farbenwechsel des Chamäleons im Licht sowohl in bezug auf Schnelligkeit als auch dem Umfange nach mit der Intensität der Beleuchtung zunehme. Der Hauptbeweis für diese Behauptung ist, daß Kerzenlicht weniger wirksam ist als Lampenlicht, noch stärker wirkt Bogenlicht und am allerstärksten Sonnenlicht. Diese an und für sich ganz wahrscheinliche Behauptung muß aber erst durch Versuche mit genauen Intensitätsmessungen bewiesen werden, denn die oben angeführten Lichtquellen unterscheiden sich nicht nur durch ihre Lichtintensitäten, sondern auch durch die Wellenlängen, thermische und ultraviolette Strahlen,

so daß also vorläufig auch diese Angabe in das große Gebiet der unbewiesenen Behauptungen einzureihen ist.

Bei den anderen untersuchten Sauriern ist der Einfluß des Lichtes auf den Farbenwechsel kein einheitlicher, indem eine Reihe von Arten (nicht einmal innerhalb der Gattung scheint Gleichheit zu herrschen) im Licht dunkel wird, wie das Chamäleon, während andere Arten im Licht eine Aufhellung zeigen. Auch hier sind die Versuche keine streng systematisch durchgeführten, denn die Autoren hielten es für genügend, den Farbenwechsel bei Verdunklung, im diffusen Tageslicht und im direkten Sonnenlicht zu beobachten. Von einer Messung der Lichtintensitäten, der Berücksichtigung der Wärmestrahlen, ultravioletten Strahlen und der sonstigen Faktoren, die auf das Tier einwirkten, ist nicht die Rede. Nur PARKER (74) hat wenigstens den Einfluß der Lufttemperatur berücksichtigt. Es ist klar, daß diese Versuche nur als eine erste grobe Orientierung angesehen werden können, und daß es neuen systematisch streng physikalisch durchgearbeiteten Versuchen vorbehalten bleiben muß, den wahren Sachverhalt aufzudecken, eine Aufgabe, die außerordentlich erfolgreich zu werden verspricht.

Eine Aufhellung im Licht bzw. in der Sonne wurde bei den nachfolgenden Sauriern beschrieben. Bei *Lacerta muralis* var. *campestris* beobachtete LEYDIG (61) eine dunklere Färbung, wenn die Tiere längere Zeit in einer dunklen Schachtel eingesperrt waren, als wenn sie frei im heißen Sand sich bewegen konnten. Ebenso zeigten helle Exemplare von *Anguis fragilis*, welche aus Südtirol in einer Schachtel nach Tübingen mitgenommen worden waren, in Tübingen eine dunkle Färbung, die aber an sonnigen warmen Tagen einer Aufhellung Platz machte. Diese Beobachtungen lassen aber keine sicheren Schlüsse auf eine koloratorische Wirkung des Lichtes zu, da sich in LEYDIGS Versuch die Temperatur, Feuchtigkeit, Behinderung der freien Bewegung geändert hatten. Neuerdings hat NOVIKOFF (71), allerdings ohne jegliche Angabe über seine Versuchsanordnung zu machen, behauptet, daß das Licht auf die Chromatophoren von *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis* keinen Einfluß ausübe. NOVIKOFFS negative Angaben sind ebensowenig zu einem abschließenden Urteil zu verwenden, wie LEYDIGS positive.

In der Mehrzahl der untersuchten Fälle zeigten die Agamiden im Licht eine Aufhellung und in der Dunkelheit eine Verdunkelung ihrer Farbe. Die erste diesbezügliche Angabe rührt von DE FILIPPI (26) her, der beobachtete, daß *Stellio caucasicus* nach einem länger dauernden Aufenthalt in einer Blechkapsel eine dunkle Färbung angenommen hatte und wieder hell wurde, wenn er dem Sonnenlicht ausgesetzt wurde. *Agama inermis* (THILENIUS, 98, 99) zeigt früh morgens und spät abends, sobald im Käfig Halbdunkel herrscht, eine deutliche braune Fleckenzeichnung, die auch bei Tieren zu konstatieren war, welche längere Zeit in einem Lederbeutel transportiert worden waren. Dagegen zeigten die Tiere nachmittags im Freien Sandfarbe und wurden dunkel beim Aufenthalt in einem undurchsichtigen Behälter. Aber es zeigten nicht alle, sondern nur die Mehrzahl der Versuchstiere die helle Sandfarbe in der Sonne, bei einigen waren hellbraune, bei anderen leuchtend rostrote Flecke vorhanden. Ebenso wird *Uromastix acanthinurus* im Tageslicht, namentlich in der Sonne, hell, während er bei Nacht dunkel ist (THILENIUS, 99;

Parker, 74). Namentlich werden die Männchen im Tageslicht weißgelb, wobei die in der Dunkelheit vorhandene netzförmige Zeichnung sich in unzusammenhängende Striche umwandelt. Die Weibchen zeigen statt der braunen Farbe, welche sie im Dunkeln aufweisen, im Licht eine braungraue Färbung.

Von Varaniden hat Thilenius (98, 99) *Varanus griseus* untersucht, der nachts dunkel ist und in der Morgensonne sich aufhellt, dabei verwandelt sich die im Schatten graubraune Oberseite allmählich in Hellrötlich, das unmerklich in das Weiß der Unterseite übergeht. Die im Dunkeln vorhandene Bänderzeichnung wird im Licht durch eine undeutliche Sprenkelung ersetzt. Diese Farbenänderungen traten auf, wenn die Tiere aus einer dunklen Kiste frei in die helle Sonne gesetzt wurden. Endlich führt Sumichrast (96) an, daß *Anolis Sallei* (ein Iguanide) seine Farbe nach der Intensität des Lichtes von Braun oder Schwarz bis Hell-goldgelb ändert. Nähere Angaben fehlen, so daß ich nicht mit Bestimmtheit sagen kann, ob Sumichrast damit eine Aufhellung im Licht gemeint hat. Lockwood (64) gibt aber an, daß *Anolis principalis* nach Sonnenuntergang seine helle Farbe verliert.

Alle übrigen Forscher (Carlton, 18; Parker und Staratt, 75; Parker, 74) geben jedoch mit voller Bestimmtheit an, daß *Anolis carolinensis* im Sonnenlicht dunkel wird und in der Dunkelheit eine Aufhellung zeigt. Die Verdunkelung tritt auch bei elektrischer Beleuchtung ein, dagegen war Gaslicht (Carlton, 18) nicht wirksam. Ich vermute, daß es sich hierbei nur um nicht beachtete Intensitätsunterschiede handelt, indem das Gaslicht zu schwach war.

Phrynosoma blainvillei Gray (Parker, 74) ist bei 19° im hellen diffusen Sonnenlicht dunkel und zeigt am Rücken schwarze und weiße Flecken, sowie kastanienbraune und schwarze Bänder, die Unterseite war hellgelblich mit zahlreichen grauen Fleckchen. Wurde das Tier bei der gleichen Temperatur einige Stunden in der Dunkelheit gehalten, so wurde es am Rücken deutlich heller, die Unterseite blieb unverändert; die auffallendste Veränderung zeigten aber die krallenartigen Randschuppen, welche meist ganz weiß wurden. Im vollen Sonnenlicht wurden die Tiere ganz dunkel. Da sonst die Wärme *Phrynosoma* aufhellt, so ist die Dunkelung im Sonnenlicht eine Lichtwirkung und nicht durch Wärme hervorgebracht.

Die bisher untersuchten Geckotiden, *Platydactylus mauretanicus* (Bosca, 10), *Tarentola mauretanica* und *Gymnodactylus Kotschyi* (Schreiber, 87) werden in der Sonne dunkel, eventuell schwarz und hellen sich im Schatten und während der Nacht auf. Das gleiche berichtet Schreiber (87) von *Agama stellio*, während die Agamiden nach den früher erwähnten Angaben im Lichte eine Aufhellung zeigen. Allerdings gibt auch Zander (118) an, daß *Agama inermis* nur insofern vom Licht in seiner Färbung beeinflußt wird, als der Farbenwechsel um so häufiger und lebhafter ist, je heller und wärmer das Terrarium ist.

Amphibolurus zeigt nach de Grijs (40) und Parker (74) ein kompliziertes Verhalten dem Licht gegenüber. Im ersten Sonnenlicht wird das Tier dunkel, aber in der Mittagshitze wird es hell, welche Reaktion von Parker ausschließlich als Wärmereaktion (s. später) angesehen wird. Parker (74) ist der Meinung, daß alle Reptilien auf Licht mit einer Expansion des Pigmentes reagieren

und alle abweichenden Beobachtungen durch eine gleichzeitige Temperaturreizung bedingt sind. Zu einer solchen Auffassung fehlt aber zunächst noch das erforderliche experimentelle Beweismaterial, da genauere Temperaturversuche bisher nur an *Phrynosoma blainvillei* und *Anolis carolinensis* (PARKER, 74; PARKER und STARRATT, 75) angestellt worden sind. Ferner spricht die Beobachtung von THILENIUS (98) an *Varanus* direkt gegen PARKERS Meinung, denn *Varanus* war im Schatten bei einer Temperatur von 45—50° dunkel, während er in der Morgensonne bei noch nicht 30° hell war. Immerhin könnte PARKER für seine Meinung anführen, daß die Lufttemperatur kein Maß für die Strahlungstemperatur der Sonne ist. Aber trotzdem kann ich mich der Meinung PARKERS nicht anschließen, solange nicht der experimentelle Beweis dafür erbracht wird, daß das Licht bei allen Reptilien eine Expansion des Pigmentes bewirkt, wogegen auch noch einige gleich zu besprechende Beobachtungen über direkte Lichtwirkung angeführt werden können. Ich werde in einem späteren Kapitel versuchen, für die bisher geschilderten Verschiedenheiten des Farbenwechsels bei Lichteinwirkung eine andere, bisher allerdings auch nur hypothetische Erklärung zu geben.

Vor allem ist nun die Frage zu beantworten, ob der durch das Licht hervorgerufene Farbenwechsel ein vom Nervensystem bedingter, also ein Reflex ist, oder ob es sich um eine direkte Erregung der Chromatophoren durch das Licht handelt. Eine Reihe von Autoren glaubte auf Grund von lokalen Lichteinwirkungen auf die Haut diese Frage entscheiden zu können. Bereits BRÜCKE (14) hatte gesehen, daß, wenn man einem Chamäleon ein Stanniolhalsband umlegt, dann unter dem Stanniolstreifen eine lokale Aufhellung eintritt, ferner gibt BRÜCKE an, daß die Hautpartien, auf welche die Schlagschatten der an den Körper angezogenen Extremitäten fallen, hell sind. BRÜCKE begnügte sich mit der Konstatierung dieser Tatsachen, ohne daraus eine direkte Lichterregbarkeit der Chromatophoren abzuleiten. Wohl aber behaupteten BERT (7) und KELLER (49) eine solche direkte Erregbarkeit der Chromatophoren des Chamäleons durch Licht, weil durch Dunkelheit oder Narkose aufgehellte Tiere bei lokaler Beleuchtung mit einem Lichtstreifen eine ganz lokale streifenförmige Dunkelung zeigen. Diese Versuche sind aber für eine direkte Lichterregbarkeit der Chromatophoren absolut nicht beweisend, denn das Licht konnte vermöge seiner thermischen oder ultravioletten Strahlen zentripetale Nerven reizen und einen auf die Reizstelle beschränkten Reflex auslösen, da ja bei schwachen Reizen der Reflex auf das gereizte Nervensegment beschränkt bleibt, oder aber die thermischen bzw. chemischen Strahlen reizten direkt die Chromatophoren, was wiederum keine direkte Reizung durch Licht ist. Ebensowenig können THILENIUS' Versuche an *Varanus griseus* (98) die direkte Lichterregbarkeit der Chromatophoren beweisen. Wurden einem Tier die Augen mit einem Tuch umwickelt und das Tier dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt, so wurde der vom Licht getroffene Körper hell; wurde dagegen bei einem Tier ein Teil des Körpers mit Wolle bedeckt, so blieb selbst nach langer Besonnung dieser Teil dunkler als der übrige Körper. Auch in diesem Fall sind direkte thermische Reizungen oder Erregungen durch ultraviolette Strahlen nicht ausgeschlossen, ganz abgesehen von den anderen noch möglichen Einwänden.

Tomasini und Consiglio (101) glaubten ebenfalls eine direkte Lichterregbarkeit der Chromatophoren annehmen zu müssen, weil nach einer direkten Beleuchtung der Augen eines Chamäleons, dessen Körper mit einem Schirm bedeckt ist, der Körper hell blieb. Da ich diese Arbeit nicht im Original gelesen habe, so kann ich mir eine Kritik des Versuches eigentlich nicht erlauben, aber es drängt sich doch die Frage auf, ob denn die lokale Reizung stark genug war, um einen Reflex auszulösen.

Wir müssen also ohne weiteres sagen, daß bisher kein einziger Versuch vorliegt, der uns zwingt, anzunehmen, daß die Chromatophoren der Reptilien durch Licht direkt erregbar sind. Damit ist natürlich noch nicht gesagt, daß nicht doch eine solche direkte Erregbarkeit vorhanden sein kann.

Bereits Brücke (14) führt eine Reihe von Versuchen an, die zeigen sollten, daß die Wirkung des Lichtes eine durch das Nervensystem vermittelte, also eine indirekte ist; denn nach Durchschneidung der Hautnerven reagiert die nunmehr dunkle Hautstelle nicht mehr auf Belichtung oder Verdunkelung. Nach Zerstörung des Rückenmarkes wird die Haut dunkel und hellt sich nicht mehr auf, wenn man einen Stanniolgürtel umlegt, während es die normale Haut tut. Brücke schließt deshalb aus seinen Versuchen, daß das Licht nur indirekt wirkt, indem es zentripetale Bahnen erregt, welche die Erregung zum Rückenmark leiten, von wo aus die entsprechenden zentrifugalen Impulse den Chromatophoren zugeleitet werden; eine direkte Lichterregbarkeit der Chromatophoren hält Brücke nach diesen Versuchen für ausgeschlossen. Aber auch diesen Schluß muß ich als zu weitgehend und unbewiesen ansehen. Denn wenn nach der Rückenmarksdurchschneidung die Chromatophoren nicht mehr reagieren, sondern das Tier auch bei Verdunkelung dunkel bleibt, so würde diese Reaktionslosigkeit ohne weiteres als Shockwirkung angesehen werden können, denn Brücke gibt nicht an, wie lange Zeit nach der Rückenmarkszerstörung die Versuche gemacht wurden. Das Ausbleiben der Lichtreaktion nach Nervendurchschneidung könnte damit zusammenhängen, daß die direkte Erregbarkeit der Chromatophoren eine viel geringere ist als die reflektorische, weshalb also Reizintensitäten, die zur Auslösung des Reflexes genügten, für die direkte Reizung noch unterschwellig waren, weshalb die Lichtreaktionen ausblieben.

Auch Gadow (33) nimmt eine indirekte, und zwar durch die Augen vermittelte Wirkung des Lichtes an, denn die allerdings sehr schwache Verdunkelung des Chamäleons bei Beleuchtung des Tieres mit Lampenlicht blieb aus, wenn der Kopf dunkel gehalten wurde; wenn aber nur wenig Licht durch die geschlossenen Augen eindrang, nahm es wieder die blaß-gelbgrüne Farbe an. Gegen diesen Versuch muß vor allem eingewendet werden, daß entweder das Versuchstier ein auf Licht wenig reagierendes oder die Beleuchtung sehr schwach war, da es bei Belichtung seine Farbe nur von Gelb nach Blaß-gelbgrün änderte. Es konnte also die Reizintensität gerade ausreichen, um vom Auge aus einen Färbungsreflex auszulösen, während die Intensität zur Erregung der übrigen Hautnerven oder zur direkten Erregung der Chromatophoren zu schwach war. Also auch dieser Versuch Gadows schließt die direkte Lichterregbarkeit der Chromatophoren nicht im geringsten aus.

Endlich hat CARLTON (18) in einer Reihe von Versuchen an *Anolis carolinensis* den Beweis zu erbringen versucht, daß das Licht nur durch Vermittelung des Nervensystems auf die Chromatophoren wirke. Wurde nur der Kopf eines dunklen Versuchstieres in eine dunkle Schachtel gesteckt, während der übrige Körper dem Licht ausgesetzt wurde, so änderte sich die dunkle Farbe des Körpers nicht; wurde aber dann noch eine zweite Schachtel über das Tier gedeckt, die den ganzen Körper vom Licht abschloß, so trat die gesetzmäßige Aufhellung ein. Wurde dagegen ein grünes Tier mit seinem Körper in die Schachtel gesteckt, während der Kopf dem Licht ausgesetzt war, so zeigte sich gleichfalls am ganzen Körper eine dunkle Färbung. Wurden jedoch grüne Tiere mit dem Kopf in die dunkle Schachtel gesteckt, während der Körper dem Licht ausgesetzt war, so trat ein wechselnder Erfolg ein. Von 6 Versuchstieren wurden 3 unter diesen Bedingungen dunkel, 1 teilweise dunkel und 2 blieben grün. CARLTON vermutete, es könnte vielleicht Nebenlicht im Kasten vorhanden gewesen sein und von den Augen aus das Dunkelwerden des Körpers hervorgerufen haben. Er schloß deshalb ein grünes Tier ganz in den Kasten ein und setzte dann das eigentliche Versuchstier wieder mit dem Kopf in die Oeffnung. Wäre Nebenlicht im Kasten gewesen, dann hätte auch das ganz eingeschlossene Tier dunkel werden müssen, was aber nicht der Fall war, weshalb CARLTON eine Wirkung von Nebenlicht auf das eigentliche Versuchstier für ausgeschlossen hält. Ich kann mich dieser Meinung CARLTONS nicht anschließen, denn wenn neben dem Kopf des Tieres Licht eindrang, so war die Intensität des Lichtes an der Eintrittsstelle am Kopf des Versuchstieres bedeutend größer als im Hintergrund des Kastens, wo die geringere Lichtintensität eben nicht mehr zur Verdunkelung des Tieres ausreichte. Aber ganz abgesehen von dieser Frage erscheint mir der Versuch nicht verwertbar, weil nur die Hälfte der Versuche übereinstimmende Resultate gab. CARLTON zieht nun aus seinen Versuchen den Schluß, daß die Nervenendigungen in der Haut durch Licht erregt werden, und diese Erregung von dem durch Licht erregten Teil auch auf den nicht erregten Teil übergeleitet wird. Da ausgeschnittene Hautstücke sowohl in der Dunkelheit als auch im Licht hell sind, so hält CARLTON eine direkte Einwirkung des Lichtes auf die Chromatophoren für ausgeschlossen. Keine der CARLTONschen Schlußfolgerungen kann ich als streng bewiesen ansehen. Was zunächst die Versuche an ausgeschnittenen Hautstücken anbelangt, so tritt die Anämieaufhellung oder postmortale Pigmentballung ein, welche jede Lichtreaktion überwindet, weshalb also aus den Versuchen an abgeschnittenen Hautstücken keine Schlüsse auf das Fehlen einer direkten Lichterregbarkeit der Chromatophoren gezogen werden können. Die anderen Versuche halte ich für nicht einwandsfrei wegen einer vielleicht vorhandenen Nebenlichtwirkung. Aber selbst zugegeben, die Beleuchtung erregte die Hautnerven, dann wäre erst noch zu fragen, ob es nicht die ultravioletten oder thermischen Strahlen sind, welche die Hautnerven erregen. Endlich, wenn alle diese Einwände sich widerlegen ließen, dann dürften CARLTONS Schlüsse nicht verallgemeinert werden, denn am Chamäleon treten lokale Aufhellungen und Verdunkelungen auf (s. p. 1624), so daß nur für *Anolis* die von CARLTON angenommene Gesetzmäßigkeit bestünde, was mir aber unwahrscheinlich ist, auch deshalb, weil sich im übrigen *Anolis* auf Lichtreizungen wie das Chamäleon verhält.

Das gesamte bis jetzt vorliegende Versuchsmaterial reicht zur Entscheidung der Frage, ob die Chromatophoren der Reptilien durch Licht direkt erregbar sind, nicht aus; hier müssen erst neue Versuche die Entscheidung bringen.

Gerade mit Rücksicht auf die oft diskutierte Frage der Farbenanpassung der Reptilien hat man auch den Einfluß verschiedenfarbiger Lichter auf den Farbenwechsel untersucht. Aber die Methoden, deren sich die verschiedenen Autoren zur Lösung dieser Aufgabe bedienten, waren absolut ungeeignet, um nähere Aufschlüsse über die Wirkung verschiedener Wellenlängen des Lichtes auf den Farbenwechsel zu erhalten, weil entweder farbige Glaskäfige oder mit farbigen Glasplatten zugedeckte Behälter zum Versuch verwendet wurden. In all diesen Versuchen wurde weder die Intensität des Lichtes, noch die Wellenlängen bestimmt. Und ohne solche Bestimmungen sind alle derartigen Versuche wertlos. Es wäre endlich an der Zeit, daß die Autoren, welche sich jetzt mit den Fragen der physiologischen Wirkungen des Lichtes beschäftigen, sich vorerst einmal die physikalischen Grundzüge der Farbenlehre klar machten, bevor sie darauflos experimentieren, damit nicht immer von neuem unbrauchbarer Wust auf den alten gehäuft wird.

Ueber die älteren Versuche, welche sich mit der Wirkung farbigen Lichtes auf den Farbenwechsel beschäftigen, habe ich bereits im Kapitel über Anpassungsfarbenwechsel berichtet. Sie scheiden in unseren jetzigen Betrachtungen auch deshalb aus, weil es sich bei diesen Versuchen um die Wirkung eines farbigen Untergrundes handelt, ein Problem, das uns später beschäftigen wird.

Chamäleone, welche in einem Kasten gehalten wurden, der durch eine grüne Glasplatte mit Sonnenlicht beleuchtet wurde, waren heller als im farblosen Sonnenlicht, aber nicht so hell wie bei vollkommener Dunkelheit (Brücke, 14). Hier handelt es sich offenbar nur um eine Abschwächung der Lichtintensität durch das grüne Glas. In den Versuchen von Keller (49) wurden verschiedenfarbige Glasscheiben, welche den dunklen Käfig bedeckten, vermittels eines Spaltes beleuchtet, durch den das Licht einer Bogenlampe fiel. Die Versuchstiere zeigten bei diesen Belichtungsversuchen mit verschiedenfarbigen Lichtern keine Unterschiede in der Farbe, sondern nur Helligkeitsunterschiede. Blaues Glas war am stärksten wirksam, rotes, gelbes und grünes schwach. Kellers Versuchsergebnisse sind nicht wunderbar, wenn man bedenkt, daß im Licht der Bogenlampe viel mehr kurzwelliges als langwelliges Licht enthalten ist und durch die Gläser die Lichtintensitäten infolge Filtration entsprechend geschwächt wurden. Aehnliche Versuche mit farbigen Gläsern hatte bereits Bert (4) angestellt (Angaben über die Anordnung fehlen) und gefunden, daß die blauen und violetten Strahlen direkt auf die kontraktilen Teile der Chromatophoren wirken sollen, während es die langwelligen Lichter nicht tun. In einer anderen Versuchsreihe ließ Keller einzelne Abschnitte eines Bogenlampenspektrums auf die Versuchstiere 5 Minuten lang einwirken. Dabei zeigte sich die größte Wirkung im Blau, welche nach dem violetten Ende rasch, nach dem roten Ende zu langsamer abnahm. Offenbar will Keller den blauen Strahlen eine besondere Wirksamkeit zuerkennen, da er ausführt, daß im Spektrum der Bogenlampe die blauen Strahlen stärker dispergiert sind als die langwelligen, also die Intensität des Lichtes

im blauen Teil des Spektrums in der Flächeneinheit kleiner sei als im roten Teil. Da KELLER aber weder die Energieverteilung im Spektrum noch die Dispersion seines Prismas bestimmt hat, so ist er gar nicht berechtigt, etwas über die Intensitätsverteilung seines Spektrums zu sagen, eben gerade weil das Licht der Bogenlampe viel kurzwellige und wenig langwellige Strahlen hat. Solche Aussagen dürfen nur nach einer energetischen Auswertung eines Spektrums gemacht werden. Infolgedessen sind also auch diese Versuche KELLERS nicht imstande, uns etwas über verschieden starke Wirkungen der Lichter verschiedener Wellenlängen auszusagen.

Endlich hat STADELMANN (94) mit vollkommen unbrauchbaren Methoden den Einfluß farbiger Lichter auf den Farbenwechsel des Chamäleons untersucht, indem er die Tiere in farbigen Glaskäfigen, auf deren Boden ein weißes Papier sich befand, dem direkten starken Sonnenlicht aussetzte. Die beobachteten Erfolge, welche von STADELMANN als Wirkungen der verschiedenfarbigen Lichter angesehen werden, sind in Wirklichkeit zum Teil Intensitätsreaktionen des Lichtes, zum Teil Wirkungen von Temperaturreizungen, Wasserverlusten, eventuell Reizungen durch ultraviolette Strahlen. Eine weitere Diskussion der ganz unhaltbaren Schlüsse, auf die schon p. 1610 verwiesen wurde, ist vollständig überflüssig.

Bisher können wir über besondere Wirkungen der Wellenlänge des Lichtes auf den Farbenwechsel der Reptilien noch gar nichts aussagen, da wirklich brauchbare Versuche erst noch anzustellen sind. Von einfachen „biologischen" (?) Versuchen mit farbigen Glasscheiben und Papieren ist aber des Rätsels Lösung nicht zu erwarten, es gehört schon das Rüstzeug moderner Physik und Physiologie dazu.

3. Koloratorische Wirkungen der Temperatur und Feuchtigkeit.

Schon sehr frühzeitig wurde erkannt, daß der Farbenwechsel durch die Temperatur beeinflußt wird, wenngleich natürlich bei den älteren Forschern von einer planmäßigen Durchführung der Temperaturversuche keine Rede ist. Oefter fehlen sogar die Angaben, in welcher Weise die Temperatur den Farbenwechsel beeinflußt; die Autoren begnügen sich dann nur, zu sagen, daß die Färbung, bzw. der Farbenwechsel auch von der Temperatur abhänge (z. B. DUMÉRIL und BIBRON, 20; VAN der HOEVEN, 44). Die Beobachtungen über den Einfluß der Temperatur auf den Farbenwechsel der Reptilien wurden bis zum Beginn der siebziger Jahre des verflossenen Jahrhunderts nur am Chamäleon angestellt und hatten, da systematische Versuche fehlten, vielfach einander widersprechende Resultate ergeben. GODDART (38), der wohl die erste diesbezügliche Mitteilung machte, gab an, daß bei Reizung und Erwärmen des Chamäleons dunkle Flecke am Kopfe und seiner Umgebung erscheinen. Eine Aufhellung (weißgraue Färbung) in der Kälte und mehr oder weniger ausgesprochene Verdunkelung, bzw. Auftreten von dunklen Flecken in der Wärme wird von PERRAULT (76), SPITTAL (92), GROHMANN (41), sowie MILNE-EDWARDS (67) beschrieben. MURRAY (70) wollte sogar gefunden haben, daß die dunkel gefärbte Seite der Haut bei einem einseitig belichteten Chamäleon regelmäßig eine höhere Temperatur hatte als die helle, was von einer stärkeren Blutfülle herrühren sollte, was später auch MIEG (66) an-

nahm, der den Farbenwechsel des Chamäleons infolge von Temperatur- und Lichteinflüssen nur auf die Aenderungen der Blutfülle der Hautgefäße zurückführen will. Was nun die von Murray erwähnten Temperaturdifferenzen anbelangt, so sind sie keineswegs beweisend. Die hellen Stellen hatten auf der hellen Seite des Chamäleons eine Temperatur von 73° F, auf der dunklen 73,25° F. An den dunklen Stellen betrug die Temperatur auf der hellen Seite 73,5° F, auf der dunklen belichteten Seite 74,5° F. Murray nahm seine Messungen mit einem Quecksilber-Kugelthermometer vor, ein Instrument, das zur genaueren Messung von Hauttemperaturen ganz ungeeignet ist.

Bereits Vallisnieri (105) hatte beobachtet, daß die Chamäleone in der kalten Jahreszeit dunkler und weniger schön gefärbt sind als in der warmen Sommerzeit. Er bezog diese Farbenunterschiede direkt auf die Temperaturverschiedenheiten der genannten Jahreszeiten. Eine Aufhellung der Farbe bei Temperatursteigerung zeigten die Chamäleone in den Versuchen von Weissenborn (108), der die Tiere bei 15° R im diffusen Tageslicht blaugrau gefärbt fand, bei 26° R zeigten sie Fleckenzeichnung und bei 28° R (Hauttemperatur ?) in der Sonne eine Hellfärbung. Auch in einem warmen Bad von 28° R wird das Chamäleon blaß, was später Studiati ebenfalls für lauwarme Bäder angibt. Ebenso fand Brücke (14) eine starke Aufhellung der Chamäleone, wenn die Tiere strahlender Wärme (in der Nähe eines eisernen Ofens) ausgesetzt wurden oder sich in einem Brutschrank befanden. Bei einer Hauttemperatur von 30° war das Tier ganz blaß. Die Aufhellung des Chamäleons in der Wärme wurde von Keller (49) und Schreiber (87) bestätigt, denn beide Autoren geben an, daß die Tiere bei höheren Temperaturen (30—38°) sogar bei starker Belichtung hell gefärbt sind, aber Keller glaubt, daß der Temperatureinfluß auf den Farbenwechsel innerhalb der physiologischen Grenzen nicht so stark ist wie der der Beleuchtung, daß also hauptsächlich das Licht die Färbung bestimmt. Dagegen scheint Gadow (33) keinen sicheren Einfluß der Temperatureinwirkungen auf den Farbenwechsel des Chamäleons beobachtet zu haben, weil er angibt, daß die Kälte nicht notwendig ein Erblassen bewirke, aber die Tiere erscheinen matter gefärbt, und der Farbenwechsel erfolgt langsamer. Da Gadow genauere Angaben über die Versuche nicht gemacht hat, so läßt sich ihr Wert nicht beurteilen, ebensowenig kann ich die Zuverlässigkeit der Angabe von Tomasini und Consiglio (101) beurteilen, deren Arbeit mir im Original nicht zugänglich war, welche gefunden haben, daß das Chamäleon bei Temperaturen von 40—50°, sowie auch bei niederen Temperaturen (0—5°) ganz hell ist.

An unseren einheimischen Reptilien hat nur Leydig (61, 62) Beobachtungen über den Einfluß der Temperatur auf den Farbenwechsel angestellt. *Lacerta agilis* zeigte im Mai bei einem plötzlichen Herabgehen der Temperatur oder bei Regenwetter eine Farbenveränderung, „indem das schöne Grün der Seiten bei gefangenen Tieren einen etwas gelblichen Ton annimmt“. Eine *Anguis fragilis* wurde „an einem rauhen Apriltag gefangen und zeigte eine schön braune Grundfarbe“. Im geheizten Zimmer war das Tier nach einigen Tagen hell-mausgrau geworden. Ebenso zeigten Tiere im Terrarium an warmen sonnigen Tagen eine Aufhellung ihrer Grundfarbe. Auch „bei den einheimischen Nattern wurden durch verschiedene Temperaturgrade merk-

liche Veränderungen im Ton der Grundfarbe hervorgebracht". Die südlichen Tiere zeigen diesen Wechsel lebhafter als unsere einheimischen Arten. LEYDIG beobachtete bei Ringelnattern aus der Gegend von Verona im April eine dunkel olivgrüne Färbung, die sich an warmen Tagen zu einem lichten Graublau änderte, auf dem sich die dunkle Zeichnung scharf abhob. Ein abschließendes Urteil darüber, ob die beschriebenen Farbenveränderungen nur durch die Temperatureinflüsse hervorgebracht wurden, können wir aus LEYDIGS Beobachtungen allerdings noch nicht gewinnen, da in diesen Versuchen keine Trennung der Lichtwirkungen, sowie sonstiger Aenderungen in den Lebensgewohnheiten der Tiere (Gefangenschaft) von den Temperatureinwirkungen möglich ist. Aber LEYDIGS Angaben erheischen unbedingt eine sorgfältige experimentelle Nachprüfung.

Häufiger wurde der Einfluß der Temperatur auf den Farbenwechsel bei einigen Agamiden und Iguaniden untersucht (LOCKWOOD, 64; WERNER, 113; DE GRIJS, 40; KREHL und SOETBEER, 53; GADOW, 33; PARKER und STARRATT, 75; PARKER, 74; SCHREIBER, 87), während über Varaniden nur eine diesbezügliche Mitteilung von THILENIUS (98) vorliegt. Mehrfach wurde *Uromastix acanthinurus* untersucht, der bei niederen Temperaturen grau oder braunschwarz ist, bei höheren Temperaturen sich aufhellt (WERNER, 113; DE GRIJS, 40; GADOW, 33). Genauere Angaben über das Verhalten von *Uromastix* bei verschiedenen Temperaturen haben nur KREHL und SOETBEER (53) gemacht. In der Sonne erwärmt sich das Tier über die mittlere Lufttemperatur und zwar viel stärker als ein der Sonnenbestrahlung gleichzeitig ausgesetztes Thermometer. Während dieser Erwärmung färbt sich das vorher grauweiße Tier dunkel fast schwarz. Wenn aber die Temperatur 41° übersteigt, wird die Haut hell, fast weiß. Wird das Tier aus der Sonne in den Schatten gebracht, so wird es rasch wieder dunkel. Die Autoren nehmen an, daß die dunkle Färbung während der Erwärmung zum Zwecke besserer Ausnützung der strahlenden Energie erfolge, daß aber das Hellwerden bei höherer Temperatur einen Schutz gegen weitere eventuell schädlich wirkende Absorption strahlender Wärme darstellt.

Umfangreichere experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf den Farbenwechsel von *Anolis carolinensis* haben PARKER und STARRATT (75) angestellt; in der früheren Literatur lag hierüber nur die Angabe von LOCKWOOD (64) vor, nach der *Anolis principalis* an warmen Tagen in der Sonne (genaue Temperaturangaben fehlen) ein lebhaftes Farbenspiel zeigt, indem sich ein braunes Tier allmählich bis zu erbsgrün aufhellt, ein Resultat, das mit den von PARKER und STARRATT erhaltenen ganz übereinstimmt. PARKER und STARRATT untersuchten zunächst den Einfluß verschiedener Temperaturen auf die Aufhellung von vorher durch Licht dunkel gefärbten *Anolis,* wenn diese in einer Kammer von konstanter Temperatur im Finstern gehalten wurden. Die Versuche ergaben, daß bei 10° die Versuchstiere auch im Finstern dunkel blieben, also nicht die normale Lichtreaktion (Grünfärbung) zeigten. Bei steigender Temperatur nimmt der Umfang und die Schnelligkeit der Aufhellung im Finstern zu, und bei 40—45° blieben die Tiere auch im Licht grün, anstatt wie sonst durch Licht dunkel gefärbt zu werden. In einem anderen, allerdings nicht ganz so exakten Versuch wurden die Versuchstiere

zuerst bei Lufttemperatur im Licht verdunkelt und dann erst in die hohe Temperatur von 54° gebracht, wo die Tiere in 4—6 Minuten grün gefärbt wurden. Die Autoren schließen aus dieser Versuchsreihe, daß bei einer niederen Temperatur von 10° die Temperatur die Färbung bestimmt, weil die Tiere sich im Dunkeln nicht grün färbten, daß aber bei höheren Temperaturen unter 40° das Licht der die Färbung bestimmende Faktor sei und bei Temperaturen über 40° wiederum nur die Temperatur die Färbung bestimmt, indem eine hohe Temperatur eine dauernde Aufhellung hervorbringt. Ich glaube allerdings, daß das Dunkelbleiben bei 10° im Finstern nichts weiter ist als eine Verlangsamung der normalen Lichtreaktion, wie eben auch alle anderen vitalen Reaktionen durch die Kälte verlangsamt werden. Denn wenn das Versuchstier bei 10° dauernd dunkel bliebe, dann wäre eine mit dieser Angabe im Widerspruch stehende Beobachtung von Parker und Starratt nicht zu verstehen. Denn die Autoren geben an, daß die Aufhellung bei 10° im Finstern 19,66 Minuten brauchte, während sie bei 30° nur 10,93 Minuten erforderte. Aus diesen Zahlen geht doch zweifellos hervor, daß auch bei 10° von einer dauernden Dunkelfärbung nicht die Rede sein kann, sondern daß es sich nur um eine Verlangsamung der normalen Reaktion handelt. Dagegen ist es zweifellos richtig, daß hohe Temperaturen eine Aufhellung herbeiführen.

In einer zweiten Versuchsreihe wurden vorher im Finstern grün gewordene Tiere bei verschiedenen Temperaturen dem Licht ausgesetzt und der Eintritt und Umfang der Verdunkelung gemessen. Die Versuchsergebnisse entsprechen vollkommen der vorausgegangenen Versuchsreihe.

Obwohl Gadow (33) angibt, daß *Anolis carolinensis* bei kaltem Wetter seine gewöhnliche grüne Farbe in Dunkelbraun ändert, so fanden Parker und Starratt doch, daß freilebende Tiere nicht das gleichmäßige Verhalten wie im Experiment zeigten, indem einzelne Tiere im hellen Sonnenschein grün, andere aber dunkel waren; was nach Parker und Starratt so zu erklären ist, daß einige Tiere für Licht, andere für Wärme empfindlicher sind. Ich glaube nicht, daß man eine solche Annahme zur Erklärung des ungleichen Verhaltens freilebender Tiere machen muß, denn auf das freilebende Tier wirken so viele Reize gleichzeitig ein, welche den allgemeinen Erregbarkeitszustand des Nervensystems hemmend oder steigernd beeinflussen, daß es nicht gerechtfertigt erscheint, besondere Sinnesmodalitäten im Einzelfalle als besonders geändert anzunehmen, solange nicht eigene Versuche eine solche, an sich zwar mögliche, Annahme wahrscheinlich machen.

Ferner hat Parker (74) den Temperatureinfluß auf den Farbenwechsel von *Phrynosoma blainvillei* untersucht, dessen Oberseite und besonders deren Randschuppen im Lichte dunkel werden und in der Dunkelheit sich aufhellen; die Randschuppen können sogar elfenbeinweiß werden. Die Versuche ergaben, daß die in der Dunkelheit eintretende Aufhellung bei 15° geringer ist als bei 19°, daß bei 32° in der Dunkelheit eine starke Aufhellung eintritt. Aus diesem Versuch schließt Parker, daß für *Phrynosoma blainvillei* bei Temperaturen zwischen 15° und 32° das Licht und nicht die Temperatur der die Färbung bestimmende Faktor sei. Wieso aber bei diesem Tier die

Kälte eine Expansion und Wärme Retraktion des Pigmentes hervorbringt, dafür vermisse ich in PARKERS Versuchen allerdings den Beweis. Denn daß bei 15° in der Dunkelheit eine geringere Retraktion des Pigmentes vorhanden war als bei 19°, kann ebensogut auf einer Verlangsamung der normalen Reaktion beruhen. Nur wenn man annehmen würde, die Expansion sei das aktive Stadium der Chromatophoren, wozu aber kein ausreichendes Beweismaterial vorliegt (s. p. 1591), dann könnte man eine solche Annahme wie PARKER machen. Da *Phrynosoma* auch sonst im Dunkeln sich aufhellt, so kann die starke Aufhellung bei 32° eben auch als eine Verstärkung der normalen Lichtreaktion angesehen werden. Dagegen gibt DE GRIJS (40) an, daß *Phrynosoma cornutum* auch im Licht durch Hitze eine Aufhellung erfahre, hingegen im kalten Zimmer dunkel ist.

Nach DE GRIJS (40) zeigen nachfolgende Tiere in der Wärme eine Aufhellung ihrer vorher in der Kälte mehr oder weniger dunklen Färbung: *Eumeces Schneideri, Crotaphytus collaris, Amphibolurus barbatus, Agama mossambica, Agama stellio* und *Cachryx defensor.* Bei *Agama inermis* und *Sceloporus undulatus* verschwindet die blaue Kehlfärbung in der Kälte vollständig, an ihre Stelle tritt Schwarz. Bei *Tarentola annularis* war DE GRIJS nicht ganz sicher, ob die zu beobachtenden Aufhellungen der Farbe durch Wärmewirkungen hervorgebracht worden sind. Bezüglich des Verhaltens von *Agama stellio* gehen die Angaben von DE GRIJS (33) und SCHREIBER (87) etwas auseinander, denn SCHREIBER gibt zwar auch an, daß *Agama stellio* in der Kälte dunkler und in der Wärme heller ist, aber bei sehr starker Besonnung tritt doch Verdunkelung ein, die Tiere werden nach längerer Dauer ganz schwarz. Endlich hat THILENIUS (98) beobachtet, daß *Varanus griseus* im Schatten selbst bei einer Lufttemperatur von 45—50° dunkel ist, während das Tier in der Morgensonne bei noch nicht 30° hell wird, weshalb er bei *Varanus* eine Temperatureinwirkung nicht für wahrscheinlich hält. Doch läßt sich, wie bereits erwähnt, gegen diese Versuche der Einwand machen, daß die Strahlungstemperatur nicht aus der Lufttemperatur erschlossen werden kann.

Wenn auch gegen die Beobachtungen von DE GRIJS, SCHREIBER, THILENIUS, LOCKWOOD, WERNER und GADOW eingewendet werden kann, daß es sich nicht um streng systematisch durchgeführte Beobachtungen handelt, die deshalb einen bindenden Beweis für die Temperaturwirkungen noch nicht erbracht haben, so sind doch alle diese Versuche ein wertvolles Ausgangsmaterial für die weitere Forschung, die noch einen Faktor, welcher bisher bei allen Temperaturversuchen unberücksichtigt geblieben ist, mit in Rechnung ziehen muß, nämlich den Einfluß der relativen Luftfeuchtigkeit, der ja bei verschiedenen Temperaturen verschieden ist. Trotzdem dürfen wir aber wohl schon jetzt mit Sicherheit sagen, daß bei den meisten Reptilien höhere Temperaturgrade eine Aufhellung der Färbung hervorbringen. Ich stimme mit KREHL und SOETBEER (53), sowie mit PARKER (74) vollkommen darin überein, daß dieser Farbenwechsel ein thermoregulatorischer Vorgang ist, welcher die Ausnützung strahlender Energie innerhalb gewisser Grenzen zu regeln vermag, und benutze gern die Gelegenheit, zu konstatieren, daß die eben genannten Autoren bereits vor mir, allerdings auf Grund ganz anderer Ueberlegungen und Versuche, zu der gleichen Auffassung kamen wie ich (FUCHS,

29, 30), der ich zur Zeit der Niederschrift meiner Veröffentlichungen die Arbeiten von Krehl und Soetbeer, sowie Parker noch nicht kannte. Der Vollständigkeit wegen möchte ich aber auch noch anführen, daß bereits Werner (111) vor Krehl und Soetbeer eine allerdings durch keinerlei Versuche oder theoretische Analyse gestützte ähnliche Meinung ausgesprochen hat. Nach Werners Auffassung hat die Reptilienzeichnung rein physiologische Bedeutung, „sie ist die Stelle der stärksten Pigmentausscheidung, die wahrscheinlich zur Absorption von Wärme in Beziehung steht". Ebenso erblickt auch Kammerer (47) in den melanotischen Formen südlicher Schlangen (*Coluber longissimus, Zamenis gemonensis*), welche in nördlichen Gebirgen, wie in den Alpenländern und im Böhmerwald an besonnten Stellen angetroffen wurden, einen Kälteschutz.

Eine noch ganz ungelöste Frage ist die nach dem Angriffspunkt des thermischen Reizes, sowie nach den Bahnen, auf welchen der Wärmereflex zustande kommt.

Außerordentlich spärlich sind die Angaben über den Einfluß der Feuchtigkeit auf den Farbenwechsel der Reptilien. In allen Fällen handelt es sich nur um ganz gelegentliche Bemerkungen. Systematische Versuche fehlen aber bisher noch gänzlich.

Duméril und Bibron (20) beschränken sich darauf, anzuführen, daß der Farbenwechsel des Chamäleons auch von der Luftfeuchtigkeit abhänge, ohne auch nur eine einzige nähere Angabe zu machen. Mehrfach wurde beobachtet, daß beim Bespritzen eines Chamäleons mit Wasser dunkle Flecken auf der Haut auftreten (Spittal, 92, 93; Mieg, 66; Stadelmann, 94), ferner erwähnt Weissenborn (108), daß ein Chamäleon graublau mit grünen und roten Streifen sowie Punkten gezeichnet ist, wenn man das Tier in ein Gefäß mit Wasser setzt oder dem Regen aussetzt. Da bei allen diesen Beobachtungen auch grobe mechanische Reizungen vorliegen, so kann natürlich über den Einfluß der Feuchtigkeit auf den Farbenwechsel des Chamäleons aus diesen Versuchen absolut kein Schluß gezogen werden. Eher könnte man Leydigs (61) Beobachtung an *Lacerta agilis* als einen Farbenwechsel infolge Feuchtigkeitseinwirkung ansehen, nach der das Versuchstier bei längerem Aufenthalt in einem feuchten Zwinger dunkel wurde. Leydig selbst faßt dieses Dunkeln als eine durch die Feuchtigkeit vermehrte Pigmentbildung auf, was zwar möglich, aber keineswegs sicher ist.

Mit diesen wenigen Bemerkungen ist das mir beim Studium dieser Fragen bekannt gewordene Material der umfangreichen von mir durchgesehenen Literatur erschöpft.

4. Einfluß des Blutkreislaufes auf die Färbung (Sauerstoff- und Kohlendioxydwirkung).

Es wurde schon hervorgehoben, daß Murray (70) und Mieg (66) alle Erscheinungen des Farbenwechsels der Reptilien auf die Veränderungen des Blutkreislaufes zurückführen wollten. Neuerdings hat auch Golovine (39) genau die gleiche, ganz unhaltbare Anschauung vertreten mit der absolut unbewiesenen Begründung, daß bei jeder Kreislaufsänderung Toxine entstehen, die dann auf die Chromatophoren einwirken. Einer ernstlichen Widerlegung bedarf wohl diese Anschauung nicht!

An *Anolis carolinensis* (CARLTON, 18) rief eine Unterbrechung des Blutkreislaufes die gleichen Folgen hervor, wie sie bei Fischen und Amphibien ausführlich beschrieben wurden, nämlich eine Aufhellung infolge Ballung des dunklen Pigmentes, auch dann, wenn die Tiere dem Tageslicht ausgesetzt sind. Die vor der Kreislaufsunterbrechung bestehende dunkle Färbung kehrte erst dann wieder zurück, wenn der Kreislauf wieder freigegeben wurde. Nach Abschnüren einer Pfote tritt gleichfalls eine grüne Färbung auf, die nach der Entfernung der Ligatur wieder in Braun übergeht. Auch wenn der Zusammenhang der Extremität mit dem Zentralnervensystem noch vorhanden ist, bewirkt eine Unterbindung der Gefäße Aufhellung trotz Belichtung des Tieres, so daß die Unterbrechung des Blutkreislaufes einen stärkeren Einfluß ausübt als das sonst eine sehr starke Verdunkelung bewirkende Tageslicht. Ganz in Uebereinstimmung mit den Beobachtungen an Amphibien (s. p. 1521) hat auch CARLTON gefunden, daß eine amputierte Pfote rascher hell wird als eine unterbundene. In der Deutung dieses Befundes begeht er aber einen Irrtum, indem er annimmt, die raschere Aufhellung des amputierten Beines rühre von einem Aufhören der Sympathicuswirkung her. In Wirklichkeit dürfte eben das Zurückbleiben des Blutes in der Pfote nach der Gefäßunterbindung der Grund für das langsamere Hellwerden sein, wie es bei den Amphibien durch eigens angestellte Versuche zweifellos erwiesen ist. Das Hellwerden ausgeschnittener Hautstücke ist gleichfalls auf die Unterbrechung des Blutkreislaufes zurückzuführen. Auch beim Chamäleon werden abgetrennte Hautstücke nach einiger Zeit hell und verändern diese Farbe weder bei Belichtung noch im Dunkeln (KRUKENBERG, 54). Dagegen erwähnt LEYDIG (60), daß die Melanophoren in frisch vom lebenden Tier entnommenen Hautstücken zunächst geballt sind und später expandieren. Offenbar handelt es sich bei der Pigmentballung um eine mechanische Reizung der Chromatophoren oder deren Nerven, nach deren Abklingen dann die Expansion eintritt.

Welchen Anteil an den nach Kreislaufunterbrechungen eintretenden Farbenveränderungen der Sauerstoffmangel und welchen die Kohlensäureanhäufung hat, läßt sich nicht entscheiden, da keine einschlägigen Versuche bis jetzt an Reptilien vorliegen. Denn KELLER (49) hat nur am Chamäleon Versuche angestellt, in denen der Luftsauerstoff durch Leuchtgas oder Wasserstoff verdrängt wurde, wobei die Tiere eine hellgelbe Färbung annahmen. Nach dem Zurückbringen der Tiere in Luft trat langsam eine Wiederverdunkelung ein, die Tiere wurden schwach grün. Demnach wirkt Sauerstoffmangel stark erregend auf die Melanophoren. Man darf wohl annehmen, daß der Sauerstoffmangel in diesen Versuchen zunächst vom Zentralnervensystem aus seine aufhellende Wirkung entfaltet hat. Wahrscheinlich wird er aber auch auf die Chromatophoren selbst wirken, was allerdings aus der Aufhellung ausgeschnittener Hautstücke noch nicht gefolgert werden darf, da hier noch nervöse Reizungen vorliegen könnten.

Im Anschluß an die Farbenveränderungen nach Kreislaufunterbrechungen sollen auch die Farbenveränderungen behandelt werden, welche nach dem Tode des Tieres eintreten, die wohl hauptsächlich durch das Aufhören der Blutzirkulation hervorgebracht worden sind.

Die Beobachtuug des Aristoteles (1), daß sterbende und tote Chamäleone hell gefärbt sind, ist von den meisten Forschern bestätigt worden (Plinius, 77; Perrault, 76; Vallisnieri, 105; Spittal, 92; van der Hoeven, 44; Weissenborn, 108; Gervais, 35); Bert, 7; Leveillé, 58; Studiati, 95; Krukenberg, 54; Thilenius, 99; Gadow, 33; Schreiber, 87). Auch *Anolis carolinensis* ist nach Carlton (18) hell (grün), wenn es stirbt, ebenso ist *Anolis principalis* 2 Tage nach dem Tode noch hell (Lockwood, 64). Trotzdem wäre es aber unrichtig, daraus zu folgern, daß das Chamäleon im Moment des Todes blaß sei und etwa der geballte Zustand der Chromatophoren, wie er der hellen Färbung entspricht, der Ruhezustand der Chromatophoren sei, was mehrfach angenommen wurde. Sowohl Milne-Edwards (67, 68) als auch Brücke (14) hatten beobachtet, daß Chamäleone bereits einige Tage vor dem Tode eine blasse gelbe Färbung mit kleinen schwarzen Pünktchen zeigen, die immer größer werden, zusammenfließen und große Flecke auf hellem Grunde bilden und fast den ganzen Körper bedecken. Bei Tieren, welche an Entkräftung starben, traten während des Absterbens dunkle Flecke auf, aber der größte Teil des Körpers blieb hell. Das Auftreten der Flecke bezieht Brücke auf das Absterben des Nervensystems und das Hellwerden auf die später eintretende Totenstarre. Es würde sich demnach um ganz ähnliche Vorgänge handeln, wie sie von v. Frisch bei Fischen (s. p. 1435) beobachtet wurden. Die während des Absterbens vorhandene helle Fleckenzeichnung entspräche der beim Absterben eintretenden Rückenmarkserregung (Anämieaufhellung), dann tritt die Expansion des Pigmentes ein (zunehmende Vergrößerung der dunklen Flecke, Milne-Edwards, Brücke) und endlich die Anämieaufhellung der Chromatophoren selbst, die eventuell in die Totenstarre übergeht. Wahrscheinlich haben die Autoren, welche nur die Aufhellung toter Tiere beschrieben haben, die Tiere entweder nur während der vom Absterben des Rückenmarks bedingten Aufhellung oder während der Totenstarre gesehen. Nach der eben gegebenen Darstellung ist es auch nicht unverständlich, daß Thilenius (99) beobachtet hat, daß plötzlich getötete Chamäleons noch mehrere Stunden die vor dem Tode gezeigte Farbe unverändert bewahren. Hier wird wahrscheinlich das Rückenmark nicht sogleich absterben und außerdem nur die kurz vorübergehende Anämieaufhellung zeigen, während die peripheren Wirkungen der Anämie erst verhältnismäßig spät eintreten.

5. Farbenveränderungen durch chemische Substanzen.

Die überwiegende Mehrzahl der Beobachtungen über die Wirkung chemischer Agenzien auf den Farbenwechsel der Reptilien sind am Chamäleon angestellt worden, während nur je eine Beobachtung an *Lacerta viridis* (Keller, 49), *Anolis carolinensis* (Carlton, 18) und *Phyllodactylus europaeus* (Wiedersheim, 117) vorliegt. Systematisch durchgeführte Versuche liegen überhaupt nicht vor, so daß unsere Kenntnisse über die Beeinflussung des Farbenwechsels der Reptilien durch Gifte äußerst lückenhaft genannt werden müssen.

Vielfach sind die Versuche so mangelhaft beschrieben, daß man nicht einmal die angewandte Substanz, noch deren Konzentration, noch die Applikationsart und -stelle erfährt. So begnügt sich

Milne-Edwards (67, 68) mit der Angabe, daß die Mehrzahl der starken Säuren auf der dunklen Haut eines eben gestorbenen Chamäleons Erblassen herbeiführt, während Alkalien (Aetzkali) ein deutliches Hervortreten von dunklen (roten) Flecken erzeugen. Brücke (14) erklärt diese letztere Erscheinung aber als eine durch Anätzung der Haut und Lösung des gelben Pigmentes (Guanin) entstandene Farbenveränderung.

Von den Narkoticis wurden die Wirkungen des Aethers und Chloroforms von Keller (49) und Krukenberg (54) am Chamäleon untersucht. Beide Autoren fanden, daß mit Aether narkotisierte Tiere hell sind, ebenso verhält sich auch *Anolis* (Carlton, 18), während chloroformierte Chamäleone dunkle Färbung zeigen, weshalb es ganz unrichtig ist, allgemein anzugeben, daß das Chamäleon in der Narkose blaß ist, wie es Bert (7) getan hat, ohne das Narkotikum zu nennen. Auch lokale Einwirkung von Chloroform bringt auf der Haut des Chamäleons, jedoch nicht bei *Lacerta viridis*, an den betreffenden Stellen eine Dunkelfärbung hervor. Worauf der Unterschied in der Wirkung des Aethers und Chloroforms zurückzuführen ist, haben die Autoren nicht erklärt, doch bietet die Beobachtung von Krukenberg (54), daß ein ätherisiertes Tier nach Zerstörung des Rückenmarkes dunkel wird, Anhaltspunkte dafür, daß vom Aether eine zentrale Reizung ausgeübt wurde. Absoluter Alkohol bringt auf der Haut toter Chamäleonen die dunklen Flecke zum Verschwinden, die Haut wird blaß wie im Schlaf (Milne-Edwards, 67, 68).

Aufpinseln von Terpentinöl auf die Haut des Chamäleons bringt unter Erregung des Tieres eine Aufhellung hervor, auch an abgezogenen Hautstücken werden dunkle Stellen beim Betupfen mit Terpentin hell (Brücke, 14). In einer Kampferatmosphäre werden die Chamäleone hell (Krukenberg, 54).

Umfangreicher sind die Untersuchungen über die Wirkungen der Alkaloide auf den Farbenwechsel der Reptilien, aber leider sind die meisten von Krukenberg (54) angestellten Versuche so voller Widersprüche, daß es schwer ist, sich nur ein annäherndes Bild von der eigentlichen Wirkung der einzelnen Alkaloide zu machen. Diese Unklarheiten rühren zum großen Teil davon her, daß Krukenberg die der Injektion unmittelbar folgenden Reizwirkungen, welche mit der eigentlichen Alkaloidwirkung gar nichts zu tun zu haben brauchen, nicht abwartete, sondern dem Versuchstier eine neue Injektion mit einem anderen Alkaloid machte oder irgendeine Nervendurchschneidung vornahm, die nicht nur nicht zur Klärung der Wirkung beitrug, sondern das ganze Bild noch mehr verwirrte. Außerdem fehlen nicht nur in Krukenbergs Versuchen, sondern auch in denen der anderen Autoren häufig Angaben über die Dosen der angewendeten Alkaloide, sowie die Zeiten, wann die Beobachtungen angestellt worden sind. Endlich sind die Versuche nur an wenigen Exemplaren angestellt worden, ferner fehlen Beobachtungen an genau gleich gehaltenen Kontrolltieren, die gerade bei einem Tier, das einen so lebhaften Farbenwechsel zeigt, wie das Chamälon, unerläßlich sind. Das alles sind, wie ich im Kapitel „Amphibien" (p. 1523) ausgeführt habe, schwer wiegende Versuchsfehler, die uns nötigen, die bisher erhaltenen Resultate nur als ein Provisorium anzusehen, das durch systematische Versuche erst ausgebaut werden muß.

Zuerst wurde der Einfluß des Strychnins auf den Farbenwechsel des Chamäleons von Brücke (14) untersucht, dessen Befunde von Krukenberg (54) und Keller (49) bestätigt wurden. Nach Strychninvergiftung zeigen die Tiere zur Zeit der Steigerung der Reflexe noch vor dem Krampfstadium bereits eine hellere Färbung als sonst, aber die Zeichnung tritt deutlich hervor. Während des Krampfstadiums verschwindet auch die Zeichnung, die Tiere sind gleichmäßig hell, doch schien die Lichtreaktion (Verdunkelung) auch zu dieser Zeit noch angedeutet zu sein, da die Oberseite gewöhnlich etwas dunkler war als die Unterseite, auf der das Tier glatt auflag. Allerdings könnten hier auch andere Ursachen (mechanische Reizung) für die hellere Färbung der Unterseite mit im Spiel sein. Krukenberg (54) weicht nur insofern von Brücke ab, als er das Weiterbestehen der Lichtreaktion in Abrede stellt. Nach dem Tode des Tieres trat wieder die dunkle Färbung hervor. An der aufhellenden Wirkung des Strychnins ist wohl nicht zu zweifeln, wenn auch die Frage, ob das Strychnin neben seiner zentralen eine periphere Wirkung hat, vorläufig unentschieden ist.

Die Wirkung des Kurare wurde am Chamäleon zuerst von Bert (7) untersucht, welcher angibt, daß Kurare auf die koloratorischen Nerven keinen Erfolg habe, weil bei ihrer Reizung noch Aufhellung eintrat, während keine Muskelzuckungen mehr zustande kamen. Da die Versuche nicht näher beschrieben sind, so läßt sich darüber nur so viel sagen, daß das Kurare bei nicht allzu großen Dosen die Funktion des autonomen Nervensystems nicht beeinträchtigt, so daß auch Berts Versuchsergebnisse ohne weiteres verständlich sind. Denn auch bei kuraresierten Fröschen kann man nach Ischiadicusreizung noch Ballung des Pigmentes sehen (s. p. 1533). Trotzdem hat aber das Kurare einen deutlichen Einfluß auf die Färbung des Chamäleons (Krukenberg, 54), indem vorher durch Strychnin hell gemachte Tiere nach subkutaner oder intraabdominaler Injektion von Kurare binnen 2—3 Minuten schwarz werden; ebenso wirkt Kurare bei durch Aethernarkose aufgehellten Tieren. Die Wirkung des Kurare ist eine auffallend schnell vorübergehende, denn nach 2—4 Stunden sind die Versuchstiere Krukenbergs schon wieder hell geworden. (Allerdings war vorher Strychnin injiziert worden.) Während des Bestehens der Kurareverdunkelung soll die Ischiadicusreizung, sowie Rückenmarksreizung erfolglos sein, weshalb das Kurare die peripheren Nervenendigungen lähmen soll. Zum vollen Beweis dieser an sich wahrscheinlichen Annahme wäre es aber nötig, noch direkte Reizungen der Chromatophoren an kuraresierten Tieren auszuführen, was jedoch Krukenberg nicht getan hat. An ausgeschnittenen Hautstücken konnte Krukenberg keine Kurarewirkung beobachten.

Auch das Eserin wurde von Bert (7) auf seine koloratorische Wirkung beim Chamäleon untersucht. Leider konnte ich aber nicht verstehen, welche Wirkung das Eserin hat, von dem Bert sagt: „Eserin trifft im Gegenteil (zum Kurare) die koloratorischen Nerven.“ Auch aus Krukenbergs (54) Versuchen kann man sich kein Urteil über die Wirkung des Eserins verschaffen, denn in einigen Versuchen wurde nach der Injektion das Vordertier, dessen Vorderextremitäten Zuckungen aufwiesen, hellfleckig, während das Hintertier dunkel blieb, bald darauf wurde das Tier dunkel und dann wieder hell, und so blieb es. In

anderen Versuchen waren die Resultate wieder andere, so daß diese Versuche absolut wertlos sind.

Ebenso sind die Wirkungen des Morphins auf den Farbenwechsel des Chamäleons aus KRUKENBERGS (54) sich ständig widersprechenden Versuchsresultaten nicht zu erkennen. Zuerst erwähnt er, daß nach Morphininjektion eine Aufhellung eintrat, die bei einer darauffolgenden Strychnininjektion einer Verdunkelung wich; am nächsten Tag war aber das Tier wieder hell. An gleich nach dem Tode des Tieres abgetrennten Hautstücken war die „anfängliche“ Schwarzfärbung 3 Tage lang unverändert und ließ sich auch nicht durch elektrische Reizungen beseitigen. An einer anderen Stelle der KRUKENBERGschen Abhandlung heißt es wieder, Morphin färbe die Tiere dunkel, und diese Dunkelfärbung bleibe auch nach dem Tode bestehen. Ich vermute, daß die zuerst erwähnte Aufhellung nur von einer vorübergehenden Reizwirkung durch die Injektion herrührt (vielleicht Nervenverletzung); natürlich läßt sich ein sicherer Schluß aus KRUKENBERGS Angaben nicht ziehen.

Koffein (KRUKENBERG, 54) bringt am Chamäleon während des Krampfstadiums eine starke Gelbfärbung hervor, die durch Kurare in Dnnkel übergeht; am Tage nach dem Tode ist das Tier wieder gelb. Ebensolche Wirkungen rufen Pikrotoxin und Veratrin hervor. Große Dosen von Atropinum sulfuricum töten das Tier, das eine Schwarzfärbung zeigt, die durch Strychnin, Nikotin, Koffein und andere Alkaloide (am toten Tier?) nicht geändert wurde.

Koniin (KRUKENBERG, 54), subkutan oder per os gegeben, färbt die Chamäleone dunkel; Strychnininjektion oder Rückenmarksdurchschneidung ändert die dunkle Färbung nicht. Am nächsten Tag war das Tier (tot?) wieder blaß. Chinin bewirkt zunächst eine Aufhellung, dann tritt Dunkelfärbung ein, die sich nach Strychnininjektion nicht ändert. Bei Tieren, welche nach Einbringung großer Chinindosen gestorben waren, blieb die schwarze Hautfärbung bestehen, selbst wenn vorher eine Strychnininjektion gemacht worden war. Aber bei elektrischer Hautreizung trat lokale Aufhellung ein, die nach Aufhören der Reizung wieder verschwand. Am nächsten Tag waren die Tiere wieder hell.

Die koloratorische Wirkung des Nikotins wurde von CARLTON (18) an *Anolis carolinensis* untersucht. Bei Injektion von $^1/_{65}$ des Körpergewichtes einer 0,01-proz. Lösung traten keine Krämpfe auf, doch färbte sich das vorher braune Tier binnen 1 Minute grün und blieb 3 Stunden lang so. Wenn man grünen Tieren Nikotin injiziert, so bleibt die sonst im Licht auftretende Verdunkelung der Tiere aus. Gewöhnlich bleibt die grüne Färbung auf der Seite, auf welcher die Injektion gemacht wurde, länger bestehen als auf der anderen. Die Injektion der gleichen Menge einer 0,1-proz. Lösung, welche von schwachen Muskelkrämpfen gefolgt war, rief eine grüne Färbung zuvor brauner Exemplare hervor, die im Verlauf von 2 oder 3 Stunden ihre normale Färbung wieder bekamen, nur die Injektionsstelle blieb dunkel. Nach Injektion der entsprechenden Menge einer 1-proz. Lösung traten starke Muskelkrämpfe auf, während das Tier seine Farbe von Braun in Grün umgewandelt hatte, nach kurzer Zeit starb das Tier. Auf Grund dieser Versuche nimmt CARLTON an, daß die Verdunkelung unter dem Einfluß des Sympathicus steht, welcher durch das Nikotin ausgeschaltet wurde. Wenn

man ein ausgeschnittenes Hautstück, das in ein mit einer Nikotinlösung befeuchtetes Filterpapier gewickelt ist und eine grüne Farbe zeigt, mechanisch reizt, so wird es braun, genau so wie ein unvergiftetes Hautstück. Carlton glaubt, daß es sich auch in diesem Falle um eine Reizung des sympathischen Nervensystems handelt und nicht um eine direkte Reizung der Chromatophoren. Einen Beweis für diese Deutung hat aber Carlton meiner Meinung nach nicht erbracht. Wahrscheinlich handelt es sich bei der Pigmentexpansion in diesem Falle überhaupt nicht um den Erfolg der mechanischen Reizung, sondern um eine Expansion des Pigmentes durch Feuchtigkeit.

Endlich möchte ich noch erwähnen, daß Wiedersheim (117) angibt, daß *Phyllodactylus europaeus* einen Farbenwechsel beim Anblasen mit Tabakrauch zeigt. Allerdings kann man hier nicht sagen, welche Faktoren den Färbungswechsel ausgelöst haben.

Auch die Wirkung von Bakterientoxinen auf den Farbenwechsel des Chamäleons wurde von Golovine (39) untersucht. Diphtherietoxin und Tetanustoxin brachten wenige Minuten nach der Injektion eine Aufhellung an der Injektionsstelle hervor, die aber am nächsten Tage wieder verschwunden war. Nach der Diphtherietoxinbehandlung zeigt die Injektionsstelle eine geringere Reaktion auf Licht als die normale Haut. Nach Injektion einer sterilen Bouillon tritt aber gleichfalls Aufhellung der Injektionsstelle ein, der einzige Unterschied gegenüber den Toxinlösungen besteht nur darin, daß nach der Bouilloninjektion das normale Verhalten der Haut schon nach etwa $1^1/_2$ Stunden wieder vorhanden ist, während es nach der Toxininjektion erst nach 24 Stunden erreicht ist. Es unterliegt für mich keinem Zweifel, daß die lokale Aufhellung nur eine Reaktion auf die mechanische Reizung nach der Flüssigkeitsinjektion ist, die dann zu einer schwachen Entzündung führte. Daß es sich nicht um spezifische Toxinwirkungen handelt, geht daraus hervor, daß nach Injektion einer Tuberkelbacillen-Aufschwemmung genau die gleichen Erscheinungen auftraten. Nach 4—5 Minuten war eine starke Aufhellung an der Injektionsstelle eingetreten, am nächsten Tag ist der Fleck dunkel, am folgenden hell und am nächsten Tage wieder dunkel. Am 6. Tag sind zwei Versuchstiere tot, das dritte ist sterbend. Aus diesen absolut unbrauchbaren Versuchen zieht nun Golovine (39) den kühnen Schluß, daß das Nervensystem nur durch Vermittlung der Zirkulationsänderung (Vasomotoren) den Farbenwechsel beeinflußt, wobei sich eine lokale Intoxikation bildet, die auch die Ursache der postmortalen Aufhellung ist. Die Melanophoren selbst stehen aber nicht unter dem direkten Einfluß des Nervensystems. Eine Diskussion dieser „Entdeckungen“ halte ich für überflüssig.

6. Farbenveränderungen nach elektrischer und mechanischer Hautreizung.

Direkte Hautreizungen am Chamäleon mit dem faradischen Strom bewirkten ein Hellwerden vorher dunkler Hautstellen, dagegen ändern helle Hautstellen ihre Färbung nicht (Brücke, 14). Genau so verhalten sich nach Brückes Beobachtung auch frische abgetrennte Hautstücke, was auch Bert (7) und Krukenberg (54)

bestätigten. Hingegen konnte KELLER (49) bei *Lacerta viridis* während der Reizung mit starken Wechselströmen keinen Erfolg sehen. Da alle Angaben über die Ausführung des Versuches fehlen, so kann ich dieses Ergebnis nur mit Vorbehalt verzeichnen. Ich habe schon bei Besprechung der elektrischen Hautreizungen an Amphibien (p. 1531) darauf hingewiesen, daß selbst solche scheinbar sehr einfachen Versuche durch Uebersehen von ganz wesentlichen Punkten scheitern können.

Die Erfolge mechanischer Hautreizungen auf den Farbenwechsel der Reptilien sind äußerst mangelhaft untersucht. MURRAY (70) hatte behauptet, daß ein Chamäleon infolge eines leichten Druckes auf seine Haut mit einer Thermometerkugel blaß werde. Bei diesem Abblassen handelt es sich aber, wie BRÜCKE (14) zeigen konnte, nicht um den Erfolg des mechanischen Druckes, sondern um den Abschluß von Licht, denn wenn BRÜCKE mit einem Objektträger einen Druck auf die Haut ausübte, trat keine Farbenveränderung auf. Dagegen haben viele ältere Forscher, sowie FISCHER (27) und MIEG (66) angegeben, daß die Chamäleone beim Berühren der Haut mit der Hand (s. auch psychische Einflüsse p. 1622) eine dunkle Fleckenzeichnung zeigen; ferner gehört hierher auch das Auftreten der dunklen Flecken nach dem Bespritzen mit Wasser (SPITTAL, 92, 93; MIEG, 66; STADELMANN, 94), bei dem bereits SPITTAL eine mechanische Hautreizung annahm.

Ein helles abgetrenntes Hautstück des Chamäleons sollte durch Druck nach der Beobachtung von MILNE-EDWARDS (67, 68) dunkel werden, doch konnte BRÜCKE (14) an dunklen Hautstücken durch Druck keine Farbenveränderungen hervorrufen, während CARLTON (18) an grünen Hautstücken von *Anolis carolinensis* auf Druck ein Dunkelwerden beobachten konnten. Wahrscheinlich sind diese Pigmentexpansionen gar nicht die Folge eines Druckes, sondern der Feuchtigkeit, da CARLTON (18) angibt, daß die Hautstücke in feuchtes Filterpapier eingewickelt waren.

Endlich hat KELLER (49) ohne jegliche Versuche, nur in Analogie mit BIEDERMANNS Versuchen am Laubfrosch (p. 1532) die Meinung ausgesprochen, daß auch beim Chamäleon das Auftreten verschiedener Färbungen und Zeichnungen von den durch die Tastnerven vermittelten Empfindungen abhängen könnte. Solange keine direkten Versuche vorliegen, kann man nur sagen, daß solche Uebertragungen von einer Tierklasse auf eine andere immer etwas gewagt erscheinen, wenn man bedenkt, daß bei *Rana* die Tastempfindungen schon eine sehr viel geringere Rolle für den Farbenwechsel spielen als bei *Hyla*. Erst die experimentelle Prüfung kann lehren, ob eine solche Annahme irgendwelche Berechtigung hat.

7. Der Einfluß des Nervensystems auf die Färbung.

a) Reizung und Durchschneidung peripherer Nerven.

Die Durchschneidung der Spinalnerven beim Chamäleon bewirkt ein Dunkelwerden der entsprechenden Hautbezirke (BERT, 7). KELLER (49) durchschnitt an der vorderen Extremität den Nervus brachialis inferior longus, worauf der distale Teil der vorderen Extremität (Vorderarm und Hand) ganz dunkel wurde. Loslösung der Rückenhaut von ihrer Unterlage, wobei die Hautnerven durchschnitten

werden, führt sogleich zu einer Dunkelfärbung der Haut, die ihren Farbenwechsel auf Licht und Dunkelheit verloren hat (Brücke, 14). Auch die bei der Quetschung der Haut entstehende Dunkelfärbung, welche Mrs. Belzoni beschrieben hat, führt Brücke auf eine Verletzung der Hautnerven zurück; aus dem gleichen Grunde sind auch frisch abgetrennte Hautstücke des Chamäleons dunkel (Brücke, 14; Keller, 49).

Reizt man am Chamäleon einen vorher durchschnittenen Nerven, so tritt eine Aufhellung der nach der Durchschneidung dunklen Hautpartien ein (Bert, 7; Keller, 49), aber zur Erzielung dieses Erfolges sind nach Kellers Erfahrung beträchtliche Stromstärken und lange Dauer der faradischen Reizung erforderlich. Daran mag es wohl gelegen haben, daß Krukenberg (54) nur selten an frisch amputierten Beinen bei Reizung der Hautnerven eine Aufhellung eintreten sah, außerdem war wohl auch schon in einzelnen Beinen eine Anämieaufhellung eingetreten, so daß die Nervenreizung keine weitere Aufhellung herbeiführen konnte. Bert (7) behauptet, daß die nach Rückenmarksdurchschneidung bei starker Reizung eines gemischten Nerven auftretende leichte Aufhellung, welche besonders auf der gereizten Seite deutlich ist, ein Reflex sei. Es kann wohl höchstens ein solcher für die Aufhellung auf der gekreuzten Seite vorliegen, wenn die Aufhellung auf dieser Seite überhaupt vorhanden war. Für die gereizte Seite liegt doch die Annahme einer direkten elektrischen Reizung der zentrifugalen Bahn viel näher. Wieso Bert (7) zu seiner sonderbaren Auffassung gekommen ist, ist nicht ersichtlich, da Bert sich nur auf die Mitteilung der Versuchsergebnisse ohne jegliche Beschreibung der Versuche selbst beschränkt.

b) Der koloratorische Einfluß des Zentralnervensystems.

Eine elektrische Reizung des Rückenmarkes beim Chamäleon erzeugt an den zugehörigen Regionen des Hinterkörpers eine Aufhellung (Bert, 7). Leider hat Bert nicht angegeben, wie er diesen Versuch ausgeführt hat, was gerade im Hinblick auf die folgende Angabe von Krukenberg (54) sehr wichtig wäre. Denn Krukenberg sah nach elektrischer Reizung der Rückenhaut, wobei die Elektroden in der Gegend der Wirbelsäule aufgesetzt wurden, eine Aufhellung der Haut in den rückwärts von der Reizstelle gelegenen Hautpartien eintreten, wobei gleichzeitig Muskelkrämpfe (Tetanus) vorhanden waren. Dagegen konnte keine deutliche Reizwirkung beobachtet werden, wenn der Halsteil eines dekapitierten Tieres gereizt wurde, woraus Krukenberg den ganz ungerechtfertigten Schluß zieht, daß im Rückenmark koloratorische Hemmungszentren gelegen sein sollten. Zunächst kann es sich bei der Hautreizung um eine Reizung der Spinalnerven bzw. deren Wurzeln gehandelt haben, so daß eventuell gar keine Rückenmarksreizung vorlag. Was das Ausbleiben der Reizerfolge am dekapitierten Tier anbelangt, so ist es das Nächstliegende, an eine Shockwirkung infolge der Durchtrennung des Rückenmarkes zu denken, welche die Reizbarkeit desselben für einige Zeit mehr oder weniger vollständig aufgehoben hat. Zur Annahme von im Rückenmark gelegenen Hemmungszentren liegt aber trotz Krukenbergs Versuchen kein Grund vor.

Die Zerstörung des Hals- und obersten Brustmarkes beim Chamäleon, dem zuvor das verlängerte Mark durchschnitten worden war, erzeugt in den entsprechenden Hautpartien sofort eine schwarze Färbung (Brücke, 14). Wurde dann um die gelähmte und um die ungelähmte Partie ein Stanniolstreifen gelegt, so trat die Aufhellung nur unter dem Stanniolgürtel auf, der sich über der ungelähmten Hautpartie befand, wodurch die reflektorische Natur der Aufhellung ziemlich sichergestellt wurde. Allerdings könnte man dagegen noch anführen, daß vielleicht die direkte Erregbarkeit der Chromatophoren bzw. der zentrifugalen Kolorationsnerven geringer sei als die der zentripetalen, so daß die Reizintensitäten zwar zur Auslösung des Reflexes noch hinreichen, aber nicht zur Erregung der peripheren Organe bzw. ihrer reflektorischen Bahn. Nach Zerstörung des ganzen Rückenmarkes wurde das ganze Tier dunkel (Brücke, 14). Wenn Krukenberg (54) aber angibt, daß diese Dunkelung nur eine vorübergehende sei, weil nach einigen Stunden in den peripheren Organen postmortale Veränderungen eintreten, so ist das eine Verquickung zweier gar nicht zusammengehöriger Dinge. Man könnte bloß dann von einer vorübergehenden Dunkelung der Haut nach Rückenmarkszerstörung sprechen, wenn an dem die Operation längere Zeit überlebenden Tier eine Aufhellung aufgetreten wäre. Solche Versuche liegen aber bis jetzt noch nicht vor. Ob Kellers (49) Angabe, daß Rückenmarksdurchschneidung beim Chamäleon eine Verdunkelung der hinter der Durchschneidungsstelle gelegenen Körperregion zur Folge hat, auf eigenen Versuchen begründet ist, kann aus der Mitteilung nicht ersehen werden. In dieser ganz allgemeinen Fassung ist diese Angabe unbrauchbar, denn man müßte doch zunächst einmal wissen, wo die Durchschneidung ausgeführt worden ist, und ob die angegebene Verdunkelung eine dauernde oder nur vorübergehende ist. Denn nach den Angaben Berts (7) soll eine Halsmarksdurchschneidung ein Dunkelwerden des Kopfes und der vorderen Körpergegend herbeiführen; die zu den Chromatophoren ziehenden Nerven sollen zwischen 3. und 6. Wirbel aus dem Rückenmark entspringen und in den Halssympathicus übergehen. Eine Halbseitendurchschneidung des Rückenmarkes bedingt nach Bert ein Dunkelwerden der gleichen Seite. Leider hat Bert seiner Mitteilung keine Beschreibung der Versuche beigegeben, so daß man die Zuverlässigkeit seiner Angaben nicht beurteilen kann.

Nach den Versuchen von Carlton (18), welcher an *Anolis carolinensis* den hinteren Teil des Rückenmarkes zerstörte, zeigen diese Tiere nach vorübergehender Shockwirkung eine normale Lichtreaktion am ganzen Körper. Wurden die grünen Tiere dem Licht ausgesetzt, so wurde der ganze Körper dunkel. An dem Teil des Körpers, dessen Rückenmark zerstört worden war, trat zwar die Verdunkelung weniger „gleichmäßig“ ein, aber am Ende war doch auch dieser Teil vom normal innervierten nicht mehr zu unterscheiden. Carlton zieht aus diesem Versuch den Schluß, daß die Spinalnerven am Farbenwechsel von Hell zu Dunkel nicht beteiligt sind; dieser Farbenwechsel steht unter der Herrschaft des Sympathicus. In dieser Fassung ist der erste Teil der Erklärung Carltons direkt unhaltbar, denn soviel wir bis jetzt aus Versuchen am Chamäleon wissen — an *Anolis* sind

keine solchen publiziert — bewirkt Durchschneidung der Hautnerven, die doch zweifellos Spinalnerven sind, Verdunkelung der Haut, also sind die Spinalnerven an diesem Vorgang, bzw. der Aufhellung beteiligt. Aus Carltons Versuchen folgt nur, daß die koloratorischen Bahnen nicht mehr im hinteren Abschnitt des Rückenmarkes verlaufen, wie es für Fische von v. Frisch (s. p. 1440) und für Frösche von Bimmermann und Biedermann (p. 1536) gleichfalls festgestellt worden ist. Aus Carltons Versuchen kann also nur gefolgert werden, daß die koloratorische Bahn im vorderen Abschnitt aus dem Rückenmark wieder austritt. Wahrscheinlich liegen hier die analogen Verhältnisse vor wie bei Fischen und Amphibien, wo die Kolorationsbahnen eine Strecke weit im Sympathicus verlaufen und endlich durch die Spinalnerven zu den Chromatophoren gelangen.

Jedenfalls ist es notwendig, die koloratorischen Funktionen des Rückenmarkes einer neuen Untersuchung zu unterziehen, wobei auch die Frage eventueller Kolorationszentren im Rückenmark ihre Entscheidung finden soll.

Ueber die koloratorische Funktion der Medulla oblongata liegen nur die Angaben von Brücke (14) und Bert (7) vor. Wird ein Chamäleon durch Duchschneidung der Medulla getötet, so wird das Tier dunkel, der Farbenwechsel hat aufgehört. Ob es sich hier um eine Unterbrechung der von höheren Hirnabschnitten kommenden Kolorationsbahn oder um Ausschaltung eines in der Medulla gelegenen Zentrums handelt, läßt sich auf Grund dieser Angaben nicht entscheiden.

Die Exstirpation des Kleinhirns am Chamäleon soll nach Berts (7) Angabe den spontanen Farbenwechsel aufheben, dagegen tritt er auf Reizung wie früher ein. Das gleiche soll auch nach Exstirpation der Lobi optici sowie des Zwischenhirns (isthme de l'encéphale) der Fall sein. Krukenberg (54) fand nach einer Durchschneidung der Pedunculi optici Hellfärbung des Chamäleons. Wurden die zentralen Stümpfe der Pedunculi mit schwachen elektrischen Strömen gereizt, so trat zuerst ein Dunkelwerden an einzelnen Körperstellen ein, das sich meist auf den ganzen Körper ausdehnte. Nach Aufhören der Reizung wurde das Tier wieder hell.

Von besonderer Wichtigkeit wäre es, genauere Angaben über eine eventuell vorhandene koloratorische Funktion des Parietalauges der Reptilien zu erhalten, nachdem Nowikoff (71) bei *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis* gefunden hat, daß die im Parietalorgan vorhandenen Melanophoren auf Belichtung und Verdunkelung genau die gleichen Pigmentverschiebungen zeigen wie im Auge, so daß Nowikoff das Parietalauge als ein funktionierendes Organ anspricht. Nowikoff konnte aber bei *Lacerta* keine sichtbaren Funktionen des Parietalorgans erkennen, weil die Tiere beim Anzünden oder Auslöschen einer elektrischen Lampe oder beim Abbrennen eines Magnesiumdrahtes vollkommen in Ruhe blieben. Diese Versuche sind aber viel zu ungenau und roh, um über eine koloratorische Funktion des Parietalorgans Auskunft zu geben, die mir nach den Versuchen von v. Frisch an Fischen (p. 1441) in hohem Grade wahrscheinlich erscheint, worauf ich noch einmal zurückkommen werde.

Die beiden Großhirnhemisphären des Chamäleons sollen nach BERTS (7) Angabe den spontanen Farbenwechsel beherrschen, der nach ihrer Abtragung erlischt, während der reflektorische Farbenwechsel weiter bestehen bleibt; das Hellwerden im Schlaf sowie in der Narkose (? s. p. 1639) wird gleichfalls auf die Ausschaltung des Großhirns zurückgeführt (BERT, 7; KRUKENBERG, 54), nur daß KRUKENBERG in das Großhirn einen willkürlich in Tätigkeit zu versetzenden Hemmungsmechanismus verlegt, welcher die Expansion der Chromatophoren hemmt, da ja nach KRUKENBERGS Meinung die Pigmentexpansion der aktive Vorgang ist.

Nach Abtragung einer Hemisphäre (BERT, 7), welche den Verlust des gegenüberliegenden Auges zur Folge hat, erfolgt eine Verlangsamung des Farbenwechsels auf der kontralateralen Seite, die stets etwas dunkler ist als die mit der erhaltenen Hemisphäre verbundene Seite. An diesem Verhalten wird auch durch die Abtragung des Auges auf der normalen Seite nichts geändert, so daß BERT zu dem Resultat kommt, daß jede Gehirnhälfte zwar koloratorische Einflüsse auf beide Körperhälften ausübt, daß aber die Wirkung auf der gleichen Seite hauptsächlich eine pigmentballende, auf der gegenüberliegenden Seite eine expandierende sei. Gewöhnlich wird jede Gehirnhälfte vom Auge der gegenüberliegenden Seite erregt.

Trotz aller dieser vielen interessanten Angaben BERTS bleibt uns doch nichts anderes übrig, als die koloratorischen Funktionen des gesamten Gehirns von neuem experimentell zu bearbeiten und die Versuche und nicht nur die Resultate mitzuteilen.

c) Die koloratorischen Funktionen des Sympathicus (autonomes Nervensystem).

Es wurde bereits erwähnt, daß BERT (7) angegeben hat, daß die aus dem Halsmark entspringenden koloratorischen Bahnen in den Grenzstrang des Halssympathicus übergehen sollen. Ferner hat CARLTON (18) auf Grund seiner bereits erwähnten Versuche an *Anolis carolinensis* angenommen, daß die Verdunkelung, welche grüne Tiere im Licht zeigen, durch eine Reizung des Sympathicus erfolge. Als Beweise für diese Meinung führt er an, daß nach Zerstörung des hinteren Rückenmarksabschnittes noch das ganze Tier die normale Verdunkelung im Licht zeigt. Ferner spricht die Wirkung des Nikotins dafür, welches dunkle Tiere auch im Licht hell färbt; weiter führt CARLTON als letzten Beweis an, daß an abgeschnittenen Hautstücken, welche in mit Nikotin befeuchtetem Filtrierpapier eingewickelt sind, eine mechanische Hautreizung Dunkelwerden der Haut erzeugt. Endlich erwähnt CARLTON folgenden Versuch, aus dem die Sympathicuswirkung klar hervorgehen soll. Eine unterbundene Pfote wird in der Dunkelheit langsamer hell als eine abgeschnittene. Daraus schließt CARLTON, daß der Sympathicus einen hemmenden Einfluß auf die Pigmentausbreitung ausübt. Solange die Tiere dem Licht ausgesetzt sind, werden die Melanophoren durch den Sympathicus tonisch erregt und expandieren, dieser Tonus sinkt aber in der Dunkelheit, weshalb die Melanophoren ihr Pigment retrahieren. Es wurde schon früher ausgeführt, daß CARLTONS Versuche über die

Wirkung der Rückenmarkzerstörung und an isolierten Hautstücken nicht einwandsfrei sind. Das gleiche muß ich auch von dem letztgenannten Versuch über das frühere Hellwerden einer amputierten Pfote sagen. Hier handelt es sich nicht um den Wegfall der expandierenden Sympathicuswirkung, sondern nur um den früheren Eintritt der Anämieaufhellung, weil in einer amputierten Pfote die Sauerstoffverarmung rascher und intensiver ist als in einer unterbundenen. Das Hellbleiben der mit Nikotin vergifteten Tiere im Licht spricht allerdings dafür, daß die normale Kolorationsbahn, auf der dieser Reflex verläuft, unter der Herrschaft der Ganglien des autonomen Nervensystems steht, von denen wir annehmen, daß ihre Funktion durch Nikotin ausgeschaltet wird. Allerdings müßte in einem ganz einwandfreien Versuch erst noch nachgewiesen werden, was bisher aber nicht geschehen ist, daß das Nikotin keine direkte Wirkung auf die Chromatophoren oder deren Nerven ausübt, was nach den Untersuchungen von Hofmann bei Cephalopoden (s. p. 1260) nicht ganz ausgeschlossen erscheint.

Nach Bert (7) sollen nun die koloratorischen Bahnen des Chamäleons folgenden Verlauf zeigen. Ganz analog wie bei den Gefäßnerven sind auch zweierlei koloratorische Nerven vorhanden, nämlich konstriktorische, welche die Chromatophoren „unter die Cutis zurückfluten" lassen, und dilatatorische, welche die Chromatophoren an die Oberfläche bringen. Die ersteren verlaufen in den gemischten Nerven und im Halssympathicus, sie kreuzen sich in der Medulla. Die für den Kopf bestimmten Fasern entspringen in der Medulla. Ein übergeordnetes Reflexzentrum liegt in der Medulla, ein weniger wirksames im Rückenmark. Ueber den anatomischen Verlauf der als sicher vorhanden angenommenen expansorischen Fasern kann aber Bert keine Angaben machen.

In den vorangehenden Ausführungen war zwar mehrfach vom Tonus der Chromatophoren die Rede, aber experimentell untersucht oder genauer präzisiert ist diese Frage bisher nicht. Keller (49) führt zwar aus, daß man annehmen müsse, den Chromatophoren gehen ständig tonische Erregungen zu von einem Zentrum, das im „Cerebrum" gelegen ist. Für eine physiologische Analyse des Tonus ist natürlich eine Lokalisation des Zentrums im „Cerebrum" reichlich ungenau, ferner erwähnt Keller noch die Möglichkeit, daß der Chromatophorentonus auch durch direkte Reizung der Chromatophoren, z. B. durch Licht, entstanden sein könnte.

Neuerdings hat auch van Rynberk (81) sich zur Tonusfrage der Chromatophoren des Chamäleons in seinem Referat gelegentlich der Besprechnng der Brückeschen (14) Arbeit folgendermaßen geäußert: „Das Nervensystem erhält die Chromatophoren in einem mäßigen Tonus; fällt dieser weg, da dehnt sich das Pigment aus; steigert er sich, so ballt es sich zusammen." Es ist aber unbedingt erforderlich durch eigene Versuche die Lokalisation bzw. Existenz und Wirkungsweise der Tonuszentren noch zu erforschen.

8. Die Beeinflussung des Farbenwechsels durch die Augen.

Unsere Kenntnisse über die Beeinflussung des Farbenwechsels der Reptilien durch die Augen sind noch äußerst mangelhafte zu nennen. TOMASINI und CONSIGLIO (101) haben in einer mir nicht zugänglichen Arbeit berichtet, daß doppelseitige Abtragung der Augen, sowie Beleuchtung der Augen mit einer Sammellinse ohne jeglichen Erfolg für die Färbung des Chamäleons sind. Ebenso erwiesen sich elektrische Reizungen des Nervus opticus vollständig erfolglos. Zwar hatte BERT (7) angegeben, daß nach Abtragung eines Auges beim Chamäleon die geblendete Körperseite heller sein sollte als die andere, und daß dieser Farbenunterschied wieder verschwindet, wenn man auch das zweite Auge abträgt. Aber KELLER (49) fand die Abtragung eines Auges vollkommen wirkungslos, ebensowenig konnte KELLER KRUKENBERGS (54) Angabe bestätigen, daß nach elektrischer Reizung der Augen eine Verdunkelung des Tieres eintritt. KRUKENBERGS Beschreibung ist so unklar, daß man ebensogut auch eine Aufhellung herauslesen könnte. KELLER fand wohl bei schwacher elektrischer Reizung der Bulbi bei einem Tier eine Aufhellung, aber der gleiche Erfolg trat auch ein bei bloßer Berührung der Bulbi, so daß hier offenbar nichts weiter als eine mechanische Reizung vorlag, die mit Netzhauterregungen nichts zu tun haben dürfte.

Ueber die Wirkung des Untergrundes auf die Färbung der Reptilien liegen nur die ganz unzulänglichen Versuche von VALLISNIERI (105) vor, welcher konstatierte, daß ein Chamäleon, das auf verschiedenfarbige Tücher gesetzt wurde, keine Farbenanpassung zeigt. Zu dem gleichen Resultat kam auch TURNER (104), der seine Chamäleone in eine mit verschiedenen farbigen Papieren ausgelegte Schachtel brachte, die ihr Licht durch einen Glasdeckel erhielt.

Damit ist das gesamte mir bekannt gewordene Beobachtungsmaterial über den koloratorischen Einfluß der Augen bei Reptilien erschöpft. Gerade die ungeheuere Dürftigkeit dieser Beobachtungen erfordert dringend sorgfältige umfangreiche Versuche. Denn sollte sich wirklich herausstellen, daß bei den Reptilien die Augen keinen Einfluß auf den Farbenwechsel haben, so wäre dieses negative Ergebnis von größter Wichtigkeit für die physiologische Bedeutung der chromatischen Hautfunktion und ihre Phylogenese.

Ich kann meine Ausführungen über den Farbenwechsel der Reptilien nicht schließen ohne noch einmal auf die Frage der Lichtwirkung zurückzugreifen. BRÜCKE (14) hatte gefunden, daß das Chamäleon bei Beleuchtung dunkel wird und sich im Finstern aufhellt. Da aber BRÜCKE auf Grund der übrigen Versuche (elektrische Reizung, Nervendurchschneidung usw.) anzunehmen gezwungen war, daß die Pigmentretraktion der aktive Zustand der Melanophoren sei, so konnte er die auf Lichtreizung, auch bei lokaler Einwirkung, stattfindende Expansion des Pigmentes nicht befriedigend erklären. Denn BRÜCKE sieht sich schließlich zu dem Ausweg gedrängt, dem Lichte eine so starke Reizwirkung zuzuschreiben, daß es die Chromatophoren bezw. ihre nervösen Bahnen und Zentren lähmt, während die Dunkelheit als schwächerer Reiz eine Pigmentballung hervorbringt. Aber sowohl Licht wie Dunkelheit

wirken für gewöhnlich nur reflektorisch, indem sie die sensiblen Hautnerven erregen, welche die Erregung zum Rückenmark leiten, von wo aus die Erregung auf der zentrifugalen Bahn zu den Chromatophoren geleitet wird. Um diesen unhaltbaren Schlüssen zu entgehen, hat Parker (74) die Meinung ausgesprochen, daß alle Reptilien auf Licht eine Expansion des Pigmentes zeigen und alle abweichenden Beobachtungen durch eine Mitwirkung einer Temperaturreizung zu erklären sind. Ich habe bereits auf p. 1627 ausgeführt, daß eine solche Annahme auf Grund der vorliegenden Versuche nicht bewiesen ist, sondern eine petitio principii darstellt. Ferner muß Parker annehmen, wenn er seine Meinung aufrecht erhalten will, daß sowohl die Pigmentretraktion als auch die Expansion, beide aktive Stadien der Zelle darstellen, also die ruhende Zelle den Zustand mittlerer Ballung zeigt, oder aber der Temperaturreiz wirkt lähmend, während der Lichtreiz erregend wirkt. Dann würde die Expansion des Pigmentes den aktiven Zustand der Zelle darstellen, was aber, wie auf p. 1591 ausgeführt wurde, nicht nur nicht als erwiesen, sondern sogar als unwahrscheinlich gelten muß.

Endlich hat van Rynberk (81) versucht, das Dilemma zu lösen, indem er den Chromatophoren des Chamäleons „eine doppelte, und zwar gegensinnige Erregbarkeit eine für Licht und eine für nervöse Reize", zuschreibt. Die normalen Lichtreaktionen des Chamäleons sollen nun in folgender Weise zustande kommen: „Das Nervensystem erhält die Chromatophoren in einem mäßigen Tonus; fällt dieser weg, da dehnt das Pigment sich aus; steigert er sich, so ballt es sich zusammen. Bei mäßigem nervösen Tonus kann intensiver Lichtreiz eine Ausdehnung des Pigmentes bewirken und Dunkelheit eine Zusammenballung. Tritt aber eine starke nervöse Erregung auf, da ballt das Pigment sich auch bei starkem gleichzeitige Lichtreiz zusammen; fehlt der tonische nervöse Reiz, da ist auch der stärkste negative Lichtreiz: absolute Dunkelheit nicht imstande, das Pigment zusammenzuballen, und es dehnt sich passiv aus."

Zunächst entsteht die Frage, was sich van Rynberk unter der doppelten gegensinnigen Erregbarkeit für Licht und nervöse Reize vorstellt. Wenn ich van Rynberk richtig verstehe, so könnte er damit sagen wollen, daß das Licht direkt auf die Chromatophoren wirke im Gegensatz zu jenen den Chromatophoren auf zentrifugalen Bahnen zugeleiteten Reizen. Wenn er aber das nicht meint, dann ist mir der ganze Unterschied der Reizbarkeit für Licht und nervöse Reize unverständlich, denn dann wirkt das Licht, so wie es Brücke annahm, erregend auf eine zentripetale Bahn, die ihre Erregung durch das Reflexzentrum auf eine zentrifugale Bahn überträgt; das ist aber dann genau so eine nervöse Reizung wie jede andere indirekte Reizung. Da nun eine direkte Erregung der Chromatophoren durch Licht bisher bei Reptilien nicht nachgewiesen ist, so handelt es sich hier um eine nicht bewiesene Voraussetzung. Der zweite Punkt ist folgender: van Rynberk sieht den Expansionszustand der Chromatophoren als den der Ruhe oder Passivität an, während die Pigmentretraktion der Tätigkeit, bzw. der tonischen Erregung entspricht. Ist nun der Tonus ein mittlerer, so wirkt das Licht tonusvermindernd (hemmend), es tritt Expansion des Pigmentes

ein, während die Dunkelheit tonusvermehrend wirkt, also stärkere Retraktion des Pigmentes hervorbringt. Wie dieser Vorgang vor sich gehen soll, ist allerdings schwer verständlich, denn wir müßten annehmen, daß die Dunkelheit als Reiz den Tonus verstärkt. Wären die Augen am Zustandekommen des Lichtreflexes beteiligt, was aber scheinbar nicht der Fall ist, dann ließe sich ja ein solcher Vorgang noch einigermaßen begreifen, aber ohne Mithilfe der Augen kann die Dunkelheit nicht als Reiz aufgefaßt werden. Aber VAN RYNBERKS Hypothese wird noch unhaltbarer, wenn wir die weiteren Folgen in Betracht ziehen. Bei starkem Tonus wirkt nun plötzlich das Licht tonusteigernd, und bei schwachem Tonus hat selbst der stärkste Dunkelreiz seine tonussteigernde Kraft verloren. Das ist eine Kette rein willkürlicher Annahmen, wofür bis jetzt keine einzige Beobachtungstatsache vorliegt. Ich kann keineswegs zugeben, daß wir auf Grund der von VAN RYNBERK geäußerten Meinung zu einer befriedigenderen Erklärung der normalen Reaktionen des Chamäleons auf photische Reize gelangen.

An Stelle der bisher geäußerten Hypothesen möchte ich als Schluß meiner Ausführungen eine neue setzen, die vor allem den Vorteil hat, daß ihre Richtigkeit oder Unrichtigkeit durch entsprechende Versuche entschieden werden kann, welche also eine Arbeitshypothese ist, die nicht mit unbeweisbaren Voraussetzungen rechnet. Bereits bei der Analyse des Farbenwechsels der Amphibienlarven (p. 1546) habe ich ausgeführt, daß wir das Dunkelwerden der Larven als einen Hemmungsvorgang infolge Reizung eines zunächst hypothetisch funktionierenden Parietalorganes auffassen können, nachdem v. FRISCH bei Fischen den Einfluß des Parietalorganes auf die Pigmentexpansion unzweifelhaft erwiesen hat. Ein großer Teil der Reptilien zeigt nun bei Lichteinwirkung genau das gleiche Verhalten wie jüngere Amphibienlarven, bei denen der Farbenwechsel noch nicht unter die Herrschaft des Auges gelangt ist, oder wie ältere Larven nach der Exstirpation der Augen. Alle diese Tiere expandieren im Licht ihr Pigment und retrahieren es in der Dunkelheit. Es stellt somit diese Lichtreaktion das ontogenetisch und wahrscheinlich auch phylogenetisch ältere Stadium der Funktion dar. Ich habe nun im Kapitel „Amphibien" ausgeführt, daß diese Reaktion eine Hemmungswirkung infolge Funktion des Parietalorganes sein könnte, und verweise auf diese Ausführungen, um nicht das dort (p. 1546 und 1547) bereits Gesagte nochmals wiederholen zu müssen. Die Reptilien sind nun gerade jene Tiere, bei denen das Parietalorgan am deutlichsten entwickelt ist, das, wie früher erwähnt wurde, schon beim Embryo durch seine Pigmentierung auffällt; außerdem hat NOWIKOFF (71) auf Licht reagierende Pigmentzellen in diesem Organ gefunden. Da liegt es nun nahe, anzunehmen, daß bei jenen Reptilien, die eine Pigmentexpansion im Lichte zeigen, der hemmende Einfluß des funktionierenden Parietalorganes noch vorhanden ist, zumal das Auge bei Reptilien keinen wesentlichen Einfluß auf den Farbenwechsel erlangt hat, welcher den Hemmungseinflüssen des Parietalorganes entgegenwirkt. Bei den Tieren, welche keine Pigmentexpansion im Licht zeigen, hat entweder das Parietalorgan seine Funktion im Laufe der Phylogenese oder Ontogenese verloren, oder

aber die Augen haben, wie bei älteren Larven, einen regulierenden Einfluß auf die Lichtreaktion gewonnen, der die ursprüngliche Lichtreaktion (Expansion) gerade in das Gegenteil verwandelte (Retraktion). Wenn sich diese meine Hypothese bewahrheiten sollte, dann sind alle Schwierigkeiten zur Erklärung der verschiedenen Lichtreaktionen bei Reptilien überwunden.

Literatur.

Reptilien.

1. **Aristoteles,** *Historia animalium, Lib. 2. (Zit. nach Brücke, No. 14.)*
2. **Antigonus, Carystius,** *Paradoxographoi. (Zit. nach Brücke, No. 14.)*
3. **Baco,** *Historia naturalis Centuria 4. (Zit. nach Brücke, No. 14.)*
4. **Bartholin, Thomas,** *Historiae anatomicae Centuria 2. Hagae comitum 1659. (Zit. nach Brücke, No. 14.)*
5. **Battelli, Andrea,** *Beiträge zur Kenntnis des Baues der Reptilienhaut. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 17 (1880).*
6. **v. Bedriaga, Jacques,** *Ueber die Entstehung der Farben bei den Eidechsen, Jena 1874.*
7. **Bert, P.,** *Sur le mécanisme et les causes des changements de couleur chez le Caméléon. Compt. rend. hebdomadaires des séances de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 81 (1875), 2. Semestre.*
8. **Blanchard, Raphaël,** *Recherches sur la structure de la peau des Lézards. Bull. de la Soc. zoolog. de France pour l'année 1880, Vol. 5.*
9. **Bory de St. Vincent,** *Artikel Caméléon. Dictionnaire classique d'Histoire naturelle. (Zit. nach Brücke, No. 14.)*
10. **Bosca, Edoardo,** *Catalogue des Reptiles et Amphibiens de la Péninsule Ibérique et des îles Baléares. Bull. de la Soc. zoolog. de France pour l'année 1880, Vol. 5.*
11. **Boulenger, G. A.,** *Catalogue of the Lizards in the British Museum, 2. ed., Vol. 1, London 1885.*
12. **Braun, M.,** *Lacerta Lilfordi und Lacerta muralis. Arb. a. d. Zool.-zootom. Inst. in Würzburg, Bd. 4 (1877—78).*
13. **Brücke, Ernst,** *Ueber den Farbenwechsel der Chamäleonen. Sitz.-ber. der math.-naturwiss. Klasse der Kaiserl. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. 7, Jahrg. 1851, Heft 6—10 (Juni—Dezember).*
14. — *Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Denkschriften der Kais. Akad. d. Wiss. zu Wien, math.-naturwiss. Klasse, Bd. 4 (1852).*
15. **Campana, R.,** *in Severi, S., Alcuni fenomeni di distrofia cutanea studiati clinicamente ed istologicamente. Bolletino della R. Accademia medica di Roma, Anno 22 (1895—1896). (Zit. nach van Rynberk, No. 81.)*
16. — *e* **Degola, N.,** *Le colorazioni della pelle del camaleonte e il colorito del cosidetto sarcoma primitivo della cute. Ebenda.*
17. — *Le variazioni del colorito della cute del camaleonte. Ricerche di fisiologia e scienze affini dedicate al Prof. L. Luciani, nel 25. anno del suo insegnamento, Roma 1900. (Zit. nach van Rynberk, No. 81.)*
18. **Carlton, Frank C.,** *The color changes in the skin of the socalled Florida Chameleon, Anolis Carolinensis Cuv. Proceedings of the Amer. Acad. of Arts and Sc., Vol. 39 (1904).*
19. **Cuvier, Georges,** *Le règne animal distribué d'après son organisation. Édition accompagnée de planches gravées etc. par une réunion de disciples de Cuvier. Vol. Les Reptiles. Paris.*
20. **Duméril, A. M. C., et Bibron, G.,** *Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des reptiles, T. 3, Paris 1836.*
21. — —. *Idem, T. 6, Paris 1844.*
22. **Eimer, Th.,** *Eine neue Eidechse von Capri. Verhandl. der Phys.-med. Ges. in Würzburg, N. F. Bd. 3 (1872), X. Sitzung am 1. Juni 1872.*
23. — *Untersuchungen über das Variieren der Mauereidechse, als ein Beitrag zur Theorie von der Entwicklung aus konstitutionellen Ursachen, sowie zum Darwinismus. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 47, Bd. 1 (1881).*

24. **Erber, J.**, *Die Amphibien der österreichischen Monarchie. Verhandl. der k. k zool.-bot. Ges. in Wien, Jahrg. 1864, Bd. 14.*

25. **Ewald, A.**, *und* **Krukenberg, C. Fr. W.**, *Ueber die Verbreitung des Guanin, besonders über sein Vorkommen in der Haut von Amphibien, Reptilien und von Petromyzon fluviatilis. Untersuch. aus dem Physiol. Inst. der Universität Heidelberg, Bd. 4 (1881).*

26. **de Filippi, F.**, *Sulla struttura della cute dello Stellio caucasicus. Memorie della Reale Accad. d. Sc. di Torino (Sc. fisiche e matematiche), Ser. 2 Vol. 23 (1866).*

27. **Fischer, Fr.**, *Beobachtungen über ein lebendes Chamäleon. Bull. de la Soc. Imp. des Natural. de Moscou, T. 8 (1835).*

28. **Foderà, F. A.**, *La funzione cromatica dei camaleonti. Tesi per la Laurea in Scienze naturali, Palermo 1887. (Zit. nach van Rynberk, No. 81.)*

29. **Fuchs, R. F.**, *Die physiologische Funktion des Chromatophorensystems als Organ der physikalischen Wärmeregulieruug der Poikilothermen. Sitz.-ber. der Phys.-med. Soc. in Erlangen, Bd. 44 (1912).*

30. — *Die physiologische Funktion der Pigmentzellen. Die Naturwissenschaften, Jahrg. 1 (1913).*

31. **Gachet**, *Variété noire du Lézard vert. Actes de la Soc. Lin. de Bordeaux 1833. (Zit. nach Leydig, No. 61.)*

32. **Gadow, Hans**, *Evolution of the colour pattern and orthogenetic variation in certain Mexican species of Lizards, with adaption to their surroundings. Proc. of the Roy. Soc. of London, Vol. 72 (1904).*

33. — *Amphibia and Reptiles. The Cambridge natural history, Vol. 3, London 1901.*

34. **Gassendus, Peter**, *Viri illustris Nicolai Claudii Fabricii de Peiresc. senatoris aquisextiensis vita per Petrum Gassendum, Hagae comitis 1651. (Zit. nach Brücke, No. 14.)*

35. **Gervais, Paul**, *Remarque sur les variations de couleur quéprouvent les Caméléons. Compt. rend. hebdomadaires des séances de l'Acad. des Sc. Paris, T. 27 (1848).*

36. **Glückselig**, *Synopsis reptiliorum et amphibiorum Bohemiae. 1832. (Zit. nach Leydig No. 61.)*

37. — *Einige Beobachtungen über das Leben der Eidechsen. Verhandl. der k. k. zoolog.-bot. Ges. in Wien, Jahrg. 1863, Bd. 13.*

38. **Goddard, Jonathan**, *Philosophical transactions giving some accompt of the present undertaekings, studies and labours of the ingenious in many considerable parts of the world, Vol. 12 (1678), p. 930. (Zit. nach Brücke, No. 14.)*

39. **Golovine, E.**, *Études sur les cellules pigmentaires des vertébrés. Annales de l'Inst. Pasteur, T. 21 (1907).*

40. **de Grijs, P.**, *Einiges über Farbwechselvermögen bei Reptilien. Der zoologische Garten, Jahrg. 40 (1899).*

41. **Grohmann**, *Nuova descrizione del Camaleonte Siculo, Palermo 1832. (Zit. nach Brücke, No. 14.)*

42. **Hasse, C.**, *Das Gehörorgan der Schildkröten. C. Hasse, Anatomische Studien, Bd. 1, Leipzig 1873.*

43. **Hasselquist, Friedrich**, *Reise nach Palästina in den Jahren von 1749—1752. Auf Befehl Ihrer Maj. der Königin von Schweden herausg. von Carl Linnaeus, 2. Teil, aus dem Schwedischen, Rostock 1762.*

44. **van der Hoeven, J.**, *Icones ad illustrandas coloris mutationes in Chamaeleonte. Lugduni Batavorum 1831.*

45. **Houston, J.**, *Ueber den Mechanismus der Zunge des Chamäleons. Isis, Jahrg. 1832, Heft 1—12.*

46. **Kammerer, Paul**, *Künstlicher Mechanismus bei Eidechsen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 20, Literatur 1906.*

47. — *Coluber longissimus im Böhmerwald, Zamenis gemonensis im Böhmerwald, Wienerwald, den kleinen Karpathen, Südsteiermark und Kärnten. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. der Tiere, Bd. 27 (1909).*

48. — *Vererbung erzwungener Farbenveränderungen. 1. und 2. Mitteil. Induktion von weiblichem Dimorphismus bei Lacerta muralis, von männlichem Dimorphismus Lacerta fiumana. Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen, Bd. 29 (1910).*

49. **Keller, Robert**, *Ueber den Farbenwechsel des Chamäleons und einiger anderer Reptilien. Arch. für die gesamte Physiol. des Menschen und der Tiere, Bd. 61 (1895).*

50. **Kerbert, Coenraad**, *Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 13 (1877).*

51. **Krauss, F.**, *Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 67 (1906).*

52. ***Krefft, P.***, *Zur Biologie des madagassischen Taggeckos Phelsuma madagascariense. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde, 1907. (Zit. nach Schmidt, No. 84.)*

53. **Krehl, L.**, *und* **Soetbeer, F.**, *Untersuchungen über die Wärmeökonomie der poikilothermen Wirbeltiere. Arch. für die gesamte Physiol. des Menschen und der Tiere, Bd. 77 (1899).*

54. ***Krukenberg, C. Fr. W.***, *Ueber die Mechanik des Farbenwechsels bei Chamaeleon vulgaris Cuv. Vergl.-physiol. Studien, I. Reihe Abt. 3, Heidelberg 1880.*

55. — *Die Farbstoffe der Reptilienhaut. 1. Mitteil. Ebenda, II. Reihe Abt. 2, Heidelberg 1882.*

56. — *Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Farbstoffe und der Farben. Vergl.-physiol. Vorträge, Bd. 1, Heidelberg 1886.*

57. **Leighton, Gerald**, *Colour variation in Vipera berus (the common adder). Proc. of the Roy. Phys. Soc. of Edinburgh, Vol. 15 (1901—1904).*

58. **Leveillé** *und* **Thiébaud de Berneaud**, *Ueber das Chamäleon. Notizen a. d. Gebiete der Natur- u. Heilkunde von Ludwig Friedrich von Froriep, Bd. 12 (1826).*

59. ***Leydig, Franz***, *Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1853.*

60. — *Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Baues der Haut bei Amphibien und Reptilien. Novorum Actorum Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae naturae curiosorum T. 34 (1868).*

61. — *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen 1872.*

62. — *Ueber die äußeren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 9 (1873).*

63. — *Ueber die allgemeine Bedeckung der Amphibien. Ebenda, Bd. 12 (1876).*

64. **Lockwood, S.**, *The Florida Chameleon. The Amer. Naturalist, Vol. 10 (1876).*

65. ***Lwoff, W.***, *Beiträge zur Histologie der Haut der Reptilien. Bull. de la Soc. Imp. d. Natural de Moscou, Année 1884, T. 59 (1884).*

66. ***Mieg, J. J.***, *Bericht über die Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel vom August 1838 bis Juli 1840, Basel 1840, Sitzung am 31. Okt. 1838, S. 5.*

67. **Milne-Edwards, H.**, *Note sur les changements de couleurs du Caméléon. Ann. d. Sc. nat., Sér. 2, T. 1, Zoologie (1834).*

68. — *Ueber die Farbenveränderungen des Chamäleons. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Medizin, Jg. 1834.*

69. **de Monconys**, *Voyages de Monsieur de Monconys, Paris 1895. (Zit. nach Brücke, No. 14.)*

70. ***Murray, John***, *Ueber die Farbe und den Farbenwechsel des Chamäleons. Notizen aus dem Gebiete der Natur- u. Heilkunde von Ludwig Friedrich von Froriep, Bd. 16 (1827).*

71. ***Nowikoff, M.***, *Ueber das Parietalange von Lacerta agilis und Anguis fragilis. Biol. Ctbl., Bd. 27 (1907).*

72. **Osawa, Gakutaro**, *Beitrag zur feineren Struktur des Integumentes der Hatteria punctata. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 47 (1896).*

73. **Ovid**, *Metamorphosen, Lib. 15. (Zit. nach Brücke, No. 14.)*

74. **Parker, G. H.**, *The influence of light and heat on the movement of the melanophore pigment, especially in Lizard. The Journ. of exper. Zool., Vol. 3 (1906).*

75. — *and* **Starratt, S. A.**, *The effect of the heat on the color changes in the skin of Anolis caroliniensis Cuv. Proc. of the Amer. Acad. of Arts and Sc. Vol. 40 (1905).*

76. **Perrault**, *a) Mémoires pour servir à l'histoire des animauux rédigées par Perrault, Paris; b) Mém. de l'Acad. Royale des Sc. contenant les ouvrages adoptez par cette Académie avant on renouvellement en 1699, T. 1, Paris 1731. (Zit. nach Brücke, No. 14.)*

77. **Plinius**, *Historia naturalis, Lib. 8. (Zit. nach Brücke, No. 14.)*

78. **Pouchet, G.**, *Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. normales et pathol. de l'homme et des animaux, 1876.*

79. ***Rathke, Heinrich***, *Entwicklungsgeschichte der Natter (Coluber natrix). Königsberg 1839.*

80. ***Retzius, G.***, *Das Gehörorgan der Wirbeltiere, 2. Teil. Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und der Säugetiere, Stockholm 1884.*

81. ***van Rynberk, G.***, *Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sog. chromatische Hautfunktion). Ergeb. d. Physiol., Jg. 5 (1906).*

82. **Schmidt, W. J.**, *Das Integument von Voeltzkowia mira Bttgr. Ein Beitrag zur Morphologie und Histologie der Eidechsenhaut. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 94 (1910).*
83. — *Beobachtungen an der Haut von Geckolepsis und einigen anderen Geckoniden. Völtzkow, Reise in Ostafrika in den Jahren 1903—1905, Stuttgart 1911.*
84. — *Studien am Integument der Reptilien. I. Die Haut der Geckoniden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 101 (1912).*
85. — *Dasselbe. III. Ueber die Haut der Gerrhosauriden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 35 (1913).*
86. — *Dasselbe. IV. Uroplatus fimbriatus (Schneid) und die Geckoniden. Ebenda, Bd. 36 (1913).*
87. **Schreiber, Egid**, *Herpetologia europaea. Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien, welche bisher in Europa aufgefunden sind, 2. Aufl. Jena 1912.*
88. **Semper, Karl**, *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere, Bd. 39/40 der internat. wiss. Bibliothek, Leipzig 1880.*
89. **Seneca**, *Quaestiones naturales, Lib. 1. (Zitiert nach Brücke No. 14.)*
90. **Slight, Henry**, *On the habits of the Chameleon. The Magazine of Natural History and Journ. of Zool. Botany, Mineral., Geol. and Meteorol., Vol. 3, 1830.*
91. **Solinus, C. Julius**, *Polyhistor, Cap. 30. (Zit. nach Brücke No. 14.)*
92. **Spittal, Rob.**, *Einige Beiträge zur Naturgeschichte des gemeinen Chamäleon. Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde von Ludwig Friedrich von Froriep, Bd. 24 (1829).*
93. — *Ueber die Naturgeschichte von Chamaeleo vulgaris. Isis, Jg. 1832, Heft 1—12.*
94. **Stadelmann, Heinrich**, *Sonnenstrahlungsversuche am Chamäleon. Arch. f. d. ges. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere, Bd. 129 (1909).*
95. **Studiati, Cesare**, *Miscellanea di osservazioni zootomiche. I. Sulla causa dei cangiamenti di colore nella pelle di Chamaeleo africanus Kuhl. Mem. della Reale Accademia d. Sc. di Torino (Sc. fisiche e matematiche), Ser. 2, T. 15 (1855).*
96. **Sumichrast, Fr.**, *Contribution à l'histoire naturelle du Mexique. I. Notes sur une collection de Reptiles et de Batraciens de la partie occidentale de l'Isthme de Tehuantepec. Bull. de la Soc. zool. de France pour l'année 1880, Vol. 5.*
97. **Theophrast**, *nach Plutarch, De solertia animalium. (Zit. nach Brücke, No. 14.)*
98. **Thilenius, G.**, *Der Farbenwechsel von Varanus griseus, Uromastix acanthinurus und Agame inermis. Morph. Arb., Bd. 7 (1897).*
99. — *Herpetologische Notizen aus Süd-Tunis. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. der Tiere, Bd. 10 (1898).*
100. **Todaro, Francesco**, *Sulla struttura intima della pelle dei rettili. Atti della R. Accad. dei Linces Roma, Anno 275, 1877—78, Serie 3. Mem. della Classe di Scienze fis., mat. e naturali, Vol. 2, Dispensa 2 (1878).*
101. **Tomassini, S.**, e **Consiglio, M.**, *Ricerche sulla funzione cromatica dei camaleonti. Sicilia Medica, Anno 2, Fasc. 9, Palermo 1890. (Zit. nach van Rynberk No. 81.)*
102. **Tornier, Gustav**, *Entstehen und Bedeutung der Farbkleidmuster der Eidechsen und Schlangen. Sitz.-ber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss., Jg. 1904, 2. Halbbd.*
103. — *Ueber eine albinotische Ringelnatter und ihr Entstehen. Sitz.-ber. Ges. naturforschender Freunde zu Berlin, Jg. 1908.*
104. **Turner jun., H. N.**, *On the change of colour in a Chamaeleon (Chamaeleo vulgaris). Proceedings of the Zool. Soc. of London, Part 19 (1851).*
105. **Vallisnieri, Antonio**, *Istoria de camaleonte affricano e di vari animali d'Italia, Venezia 1715.*
106. **Voeltzkow, A.**, *Tägliches Leben eines Sammlers und Forschers auf Exkursionen in den Tropen. Ber. über die Senckenbergische naturforschende Ges. in Frankfurt am Main, 1893.*
107. **Vrolik, W.**, *Natuur- en ontleedkundige opmerkingen over den Chamaeleon, Amsterdam 1827. Ref. von Ferussac, Bull. des Sciences naturelles T. 14. (Zit. nach Brücke 14 und van Rynberk, No. 81.)*
108. **Weissenborn, W.**, *Beiträge zur Naturgeschichte des gemeinen Chamäleons (Chamaeleo calcaratus Merr.). Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde von Ludwig Friedrich von Froriep, Bd. 44 (1835).*
109. **Werner, Franz**, *Untersuchungen über die Zeichnung der Schlangen, Wien 1890.*
110. — *Beiträge zur Kenntnis der Reptilien und Amphibien von Istrien und Dalmatien. Verhandl. der k. k. zool.-bot. Ges. in Wien, Bd. 41, Jg. 1891.*
111. — *Bemerkungen zur Zeichnungsfrage. Biol. Ctbl., Bd. 11 (1891).*

112. **Werner, Franz,** *Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbeltiere. Zool. Jahrb, Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. d. Tiere, Bd. 6 (1892).*
113. — *Ausbeute einer herpetologischen Exkursion nach Ost-Algerien. Verhandl. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien, Bd. 42, Jg. 1892.*
114. — *Albinismus und Mechanismus bei Reptilien und Amphibien. Ebenda, Bd. 43 Jg. 1893.*
115. — *Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbeltiere. (Dritte Abt.) Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. d. Tiere, Bd. 7 (1894).*
116. — *Eublepharidae, Uroplatidae, Pygopodidae. Das Tierreich, Lief. 33, Berlin 1912.*
117. **Wiedersheim, R.,** *Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus mit besonderer Berücksichtigung des Aquaeductus vestibuli der Ascalaboten im Allgemeinen. Zugleich als zweiter Beitrag zur Inselfauna des Mittelmeeres. Morph. Jahrb., Bd. 1 (1876).*
118. **Zander, A.,** *Einige transkaspische Reptilien. Der zool. Garten, Jg. 36 (1895).*
119. **Zenneck, Jonathan,** *Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen bei Ringelnatterembryonen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 58 (1894).*

Farbe und Zeichnung der Insekten.

Von **W. Biedermann,** Jena.

Die Farbenpracht der Insekten! Wem, der jemals eine Käfer- oder Schmetterlingssammlung auch nur flüchtig betrachtet hat, sollte sich im Anblick solcher Mannigfaltigkeit und Schönheit nicht die Frage aufgedrängt haben, welche Mittel die Natur anwendet, um solche wunderbare, das höchste ästhetische Empfinden befriedigende Wirkungen hervorzubringen. Zur Beantwortung derselben erscheint in erster Linie die Physiologie berufen, aber leider muß man sagen, daß die hier vorliegenden Probleme gerade bei den Physiologen nur wenig Beachtung fanden und daß sie an Fragen von höchster biologischen Bedeutung fast achtlos vorübergegangen sind. Ich hoffe, durch die folgenden Darlegungen zu zeigen, wie vielseitig die Gesichtspunkte sind, von denen aus die Insektenfarben das Interesse der Physiologie beanspruchen und verdienen. Ohne den Wert dessen zu unterschätzen, was bis jetzt auf diesem Gebiete geleistet wurde, muß man doch sagen, daß das Meiste noch zu tun bleibt und daß gerade die physiologische Seite der Fragestellung noch kaum berührt wurde. Die wichtigsten und ergebnisreichsten Untersuchungen beziehen sich auf die Abhängigkeit der Färbung von Einflüssen, die von außen her die Farbe der Chitindecken mitbedingen. Licht und Dunkelheit, Luft und Wasser, Wärme und Kälte, Feuchtigkeit und Trockenheit, und schließlich auch die Nahrung sind, wie man weiß, für die Färbung der Art von größter, ja ausschlaggebender Bedeutung. Mangel an Licht erzeugt weiße oder bleichgelbe, Lichtfülle bunte, Kälte matte, Wärme lebhafte Färbung, und alles dies steht zweifellos im Dienste der Lebensbedingungen der Art. Aber nur wenig wissen wir über die chemischen und physikalischen Ursachen der Farben, so wenig, daß zurzeit noch die glänzendsten Farbenwirkungen der Tierwelt, die Schillerfarben der Insekten nicht als befriedigend aufgeklärt gelten können. Nicht besser steht es aber auch um die Körperfarben (Pigmente), mit deren Besprechung wir den Anfang machen wollen.

I. Die Körperfarben (Pigmente) der Insekten.

A. Chemie der Körperfarben.

1. Melanine.

a) Allgemeines.

Bei seiner ersten Entstehung im Laufe der ontogenetischen Entwicklung ist das Chitin, wie man wohl ziemlich allgemein behaupten darf, farblos, die Pigmentierung erfolgt immer erst später, wobei in vielen Fällen der Einfluß von Luft und Licht deutlich erkennbar hervortritt. Damit soll nun keineswegs gesagt sein, daß nicht auch schon früher, bevor jene physikalischen Agentien einwirken, die Ablagerung von Farbstoffen beginnen kann, wofür ja die Entwicklung der Schmetterlingspigmente innerhalb der Puppe den besten Beweis liefert.

Immerhin ist es eine sehr bemerkenswerte Tatsache, daß in sehr vielen Fällen Insekten und namentlich deren Larven, wenn sie normalerweise in voller Dunkelheit leben, farblos oder nur sehr blaß gefärbt erscheinen (viele Käfer-, Hymenopteren- und Dipterenlarven, frisch ausgeschlüpfte Käfer- und Hymenopteren). Wenn man aus solchen und ähnlichen Erfahrungen (wie namentlich auch der bleichen Farbe der meisten Höhlentiere) oft den Schluß gezogen hat, daß bei der Pigmentierung das Licht eine direkt bewirkende Ursache bildet, so geht die Unhaltbarkeit einer solchen Auffassung schon daraus hervor, daß ungeachtet der völligen Farblosigkeit der Körperdecken gewisse aus Chitin gebildete Teile intensiv gefärbt erscheinen, obschon sie dem Lichte doch niemals ausgesetzt sind. Dies gilt beispielsweise von der Kopfkapsel und den Freßwerkzeugen, namentlich den Kiefern der meisten im Holz bohrenden Larven, aber auch im Verdauungskanal sehr vieler entwickelter Insekten finden sich überaus häufig verschieden gelb bis dunkelbraun gefärbte Chitindifferenzierungen, in Form von Stacheln, Zähnen oder Haaren. Es darf als Regel gelten, daß alle Chitinteile, deren normale Beanspruchung eine erhebliche Widerstandsfähigkeit (Festigkeit, Härte) voraussetzt, auch immer mehr oder weniger dunkel gefärbt erscheinen und zwar im allgemeinen um so dunkler, je größere Härte erforderlich ist. Jeder eben der Puppe entschlüpfte Käfer kann dafür als Beispiel gelten; sein Exoskelett ist blaß gefärbt und weich; mit der Erhärtung entwickelt sich auch die Färbung, und wie alle geschützteren Partien weicher und blasser bleiben (Bauchschienen), so gewinnen alle den Einflüssen der Umwelt mehr ausgesetzten oder mechanisch mehr beanspruchten Teile, wie namentlich die Beine, der Kopf und die Flügeldecken, mit größerer Härte auch eine intensivere Färbung. Ganz besonders dunkel erscheinen demgemäß in der Regel die Kiefer, das Brustschild und die Beine.

Man darf ohne weiteres behaupten, daß die eigentliche Grundfärbung der Insekten Braun in verschiedenen Nuancen ist, von hellem Gelbbraun bis zum tiefen Schwarz; außerordentlich häufig ist diese Färbung die einzig vorhandene, in anderen Fällen bildet dieselbe den Grund, von dem sich anders gefärbte Partien abheben oder über den

glänzende Strukturfarben (Schillerfarben) gebreitet liegen, um so erst zur rechten Wirksamkeit zu gelangen. Es erscheint daher angemessen, zunächst die Ursache dieser Grundfärbung zu besprechen, denn sie bildet die wichtigste Komponente aller Insektenfärbungen. Was zunächst die Lokalisation der dunklen Pigmentierung betrifft, so ist vor allem hervorzuheben, daß das Chitin, namentlich wenn es dickere, geschichtete Ablagerungen bildet, niemals gleichmäßig durchgefärbt erscheint, sondern daß in erster Linie die Außenlage (vgl. dieses Handbuch Bd. III p. 880) der Sitz der Färbung ist. Jedenfalls ist dieselbe immer am dunkelsten, und es findet nach innen eine allmähliche Abschattierung statt.

Ist die äußerste Lage schwärzlich oder dunkelbraun, so erscheinen die weiter folgenden gelblich getönt bis zum Farblosen. Da beim Ausschlüpfen eines Insektes die oberen Schichten von den unteren nicht verschieden gefärbt sind und erst allmählich an der Luft dunkeln, während sie gleichzeitig erhärten, so liegt die Vermutung nahe, daß es sich hier um eine Pigmentbildung aus einem vorher farblosen Stoff (Chromogen) unter dem Einfluß der umgebenden Atmosphäre handelt. In der Regel ist die Braunfärbung eine ganz diffuse, es handelt sich also um eine feste Lösung des Pigmentes im Chitin, doch kommt auch körnige Ausscheidung vor, wenn es sich, wie bei Schmetterlingsschuppen, um doppelwandige Chitingebilde handelt, deren Hohlraum nun von Pigmentkörnchen erfüllt wird, während die Wände selbst farblos bleiben können.

b) Tyrosinase bei Insekten.

Da das Dunkelwerden der äußersten Chitinlage bei eben ausgeschlüpften Insekten (Käfer, Hymenopteren, Dipteren) an der Luft auch bei völligem Lichtabschluß erfolgt, so liegt es nahe, an einen Einfluß des Luftsauerstoffes zu denken, um so mehr, als auch sonst im Pflanzen- und Tierreich Prozesse bekannt sind, bei welchen durch Oxydation aus an sich farblosen Chromogenen farbige Produkte entstehen. Für die vorliegende Frage ist das bekannte Dunkeln der Hämolymphe sowie des Darminhaltes vieler Insekten von besonderem Interesse. Ich habe selbst vor Jahren schon bei Eiweißverdauungsversuchen mit dem Darminhalt von Mehlwürmern (*Tenebrio molitor*) beobachtet, daß die tyrosinhaltige Verdauungsflüssigkeit eine dunkelbraune, vom Luftzutritt abhängige Färbung annahm, ein Vorgang, der auf die Wirkung eines besonderen Enzymes (Tyrosinase) zu beziehen ist. O. v. Fürth und H. Schneider (105) haben dann später gefunden, daß die „Melanose" der Körperflüssigkeit von Insekten auf einem entsprechenden Oxydationsprozeß beruht. Schon L. Fredericq und Krukenberg haben sich bemüht, die Bedingungen, unter denen die „Melanose" eintritt, genauer festzustellen. Sie fanden, daß die Verfärbung von der Oberfläche her beginnt, daß sie durch Schlagen und durch Eintragen poröser Substanzen, durch Luftzutritt, sowie durch Wasserzusatz gefördert, durch Sättigung des Blutes mit Neutralsalzen, sowie durch Säuren und Alkalien gehindert wird. L. Fredericq machte ferner die Beobachtung, daß die Verfärbung des entleerten Blutes ausbleibt, wenn das betreffende Insekt vor der Blutentnahme eine Viertelstunde lang auf 50—55° C erwärmt wurde. (Hierzu sei bemerkt, daß bereits

Bertrand zur Darstellung tyrosinasefreier Laccase die Temperatur von 50—70° benützte.) Unter diesen Verhältnissen kommt es nicht zur Bildung eines „Chromogens". Ist aber das letztere einmal entstanden, so ist angeblich selbst Siedehitze nicht imstande, die weitere Umwandlung desselben in den dunklen Farbstoff zu verhindern. Poulton (294) fand die verschieden gefärbte frische Hämolymphe bei allen von ihm untersuchten Larven und Puppen sauer (auf Lackmus) reagierend und beobachtete auch das Dunkeln an der Luft, welches er auf einen oxydativen Vorgang bezieht. Er wies auch schon darauf hin, daß es sich hier wohl um etwas Aehnliches handle wie bei dem Dunkeln der Chitinhaut im Larven- und Puppenstadium, das sonst gewöhnlich auf den Einfluß des Lichtes bezogen wurde. Grüne Hämolymphe soll merklich rascher koagulieren und dunkeln als braune oder farblose. In der Folge haben v. Fürth und Schneider (l. c.) das Vorhandensein einer „Tyrosinase" bei Lepidopteren nachgewiesen. Sie experimentierten hauptsächlich mit Puppen von *Deilephila elpenor* und *euphorbiae.* Durch Anstechen und Ausdrücken einer solchen Puppe erhält man eine hellgrün gefärbte klare Flüssigkeit, die sich innerhalb weniger Minuten von der Oberfläche her dunkel zu färben beginnt, worauf es zur Abscheidung schwarzer scholliger Massen kommt. Bei Zusatz weniger Tropfen des frischen „Blutes" zu einer gesättigten Tyrosinlösung bemerkt man nach kurzer Zeit an der Oberfläche einen violetten Ring, bis schließlich die ganze Flüssigkeit dunkelviolett gefärbt ist. Bei Zusatz von Alkali (0,2 Proz. Na_2CO_3) bleibt die Verfarbung aus, dagegen befördert ein Gehalt von 0,05 Proz. den Vorgang in hohem Grade. Verdünnte Essigsäure verhinderte die Färbung schon bei einem Gehalt von 0,05 Proz. Ein hemmender Einfluß der Temperatur machte sich schon bei 30° C bemerkbar. Wie Gräfin Linden (1905) fand, bildet das Blut der Puppen von *Vanessa urticae* am Anfang der Puppenruhe beim Stehen an der Luft weniger melanotisches Pigment, als später. Ein Tropfen Blut einer jungen Puppe dieses Falters ist beim Ausfließen grün und bildet, wenn es auf einem Objektträger aufgefangen wird, nach Verlauf von 3 Stunden einen grüngelben Fleck mit schwärzlichem Hof. Diese schwärzliche Verfärbung des Blutes wird immer ausgesprochener, je älter die Puppe war, der das Blut entnommen wurde, und tritt dann auch zeitlich früher ein. Fügt man zu einem Tropfen des grünen Blutes einer jungen Puppe eine Spur Hydrochinon-Lösung hinzu, so nimmt das Blut fast augenblicklich eine rotgelbe Färbung an, die sich nach wenigen Stunden in Dunkelbraunrot und später in Schwarzbraun verändert. Wurden einige Tropfen einer 1-proz. Lösung von Hydrochinon durch Einstich einer jungen Puppe injiziert und erst nach einiger Zeit Blut entnommen, so verfärbte sich der Tropfen sofort, wie es sonst nur bei älteren Puppen beobachtet wird. Gräfin Linden ist geneigt, aus diesen Versuchen zu schließen, daß eine Oxydase zwar schon im Blute der jungen Puppen vorhanden ist, daß aber die chromogene Substanz erst im weiteren Verlauf der Entwicklung in größerer Menge auftritt. Die Bemühungen, die Tyrosinase aus der Hämolymphe zu isolieren, blieben erfolglos (vgl. auch Geyer, 125).

c) Tyrosinase und Skelettfarbe.

Was nun die Frage nach der Natur des Chromogens betrifft, so ergaben die Versuche, daß es sich jedenfalls nicht um

Tyrosin handelt. Mit Hilfe fraktionierter Salzfällung gelang es leicht, das Enzym vom Chromogen und den kristalloïden Substanzen der Hämolymphe zu trennen. Es zeigte sich dann, daß eine solche Fermentlösung mit Brenzkatechin eine rotgelbe Färbung und schließlich einen schwarzbraunen Niederschlag gab. Auf Zusatz von Hydrochinon entsteht schnell eine Rotfärbung, dann Trübung, und nach einigen Stunden hat sich ein reichlicher brauner Niederschlag abgesetzt. Bezüglich der Natur des wahrscheinlich aromatischen Chromogens des Puppenblutes ließ sich nur so viel feststellen, daß es eine weder durch Phosphorwolframsäure, noch durch Schwermetallsalze, ammoniakalische Silberlösung oder Bromwasser fällbare, in wasserhaltigem Alkoholäther lösliche Substanz ist. Die Tyrosinasen sind in ihrem Vorkommen im Tierreich keineswegs auf die Insekten beschränkt. Nach v. FÜRTH und SCHNEIDER gelingt es unschwer, auch aus dem Blut von Flußkrebsen eine Fermentlösung zu gewinnen, die zwar relativ schwach, aber doch deutlich auf Tyrosinlösung einwirkte.

Es ist nun eine Frage von größtem Interesse, ob das Dunkeln der Chitinskelette an der Luft auf ähnlichen Vorgängen beruht und demgemäß als ein durch eine Oxydase vermittelter Fermentationsprozeß angesehen werden darf. In dieser Beziehung sind vor allem Versuche von DEWITZ (57—58) und GESSARD (121—124) von Bedeutung.

Bekanntlich sind die Puppen der Fliegen während ganz kurzer Zeit weiß wie die Larven; sie färben sich aber fast gleich nach ihrer Entstehung und werden braun bis schwarzbraun. Die Puppe von *Musca carinaria* wird schließlich fast schwarz. Nun hat DEWITZ gefunden, daß ein Brei von zur Verpuppung reifen Larven von *Lucilia Caesar*, der durch Zerreiben derselben mit Wasser hergestellt wird, sich an der Oberfläche in wenigen Minuten schwarz verfärbt, eine Veränderung, die auch bei völligem Lichtabschluß sich vollzieht. DEWITZ vergleicht den Vorgang sehr richtig mit der bekannten auf Oxydationswirkung beruhenden Blau- oder Schwarzfärbung angeschnittener Pilze oder Früchte.

„Zerreibt man die Larven mit destilliertem Wasser und mischt die Masse mit mehr Wasser oder verdünntem Glyzeriu und schüttet das Gemisch in ein hohes Reagenzglas, so sinkt ein Teil der Masse zu Boden; ein anderer steigt, da er mit Luft gemischt ist (Tracheen etc.); in die Höhe und bildet einen Pfropf. Dieser hindert die Luft, mit dem Inhalt des Glases in innige Berührung zu kommen, so daß sie nur an der Oberfläche des Pfropfes wirken kann. Hier wird die Masse alsbald schwarz. Nach 2 Stunden war aber die Schwarzfärbung kaum 1 cm tief vorgedrungen, und auch die bis zum nächsten Morgen verflossene Zeit hatte an der Sachlage kaum etwas geändert. Schüttete man jetzt den Inhalt des Glases in eine flache Schale, so trat sogleich Schwarzfärbung der ganzen Masse ein. Der Luftzutritt und damit die Verfärbung des Larvenbreies kann auch durch Uebergießen des letzteren mit Olivenöl verhindert werden. In einem Kohlensäurestrom bleibt die Masse der zerriebenen Larven vollkommen ungefärbt. Die Schwarzfärbung derselben kann sich also ohne die Gegenwart der Luft oder genauer ohne Sauerstoff nicht vollziehen." (DEWITZ.)

Das Agens, welches die Verfärbung veranlaßt, wird durch Kochen zerstört. Setzt man den Larvenbrei 3/4 Stunden lang einer Temperatur

von 70° C aus, so verfärbt er sich nicht mehr. Nach einer Erwärmung auf 60—65° C tritt sehr langsam Verfärbung ein; der Brei wird aber nur schokoladenfarbig. Das Enzym ist also teilweise zerstört worden. Während Chloroform und Aether die Schwarzfärbung nicht hindern, ist dies bei Cyankali (0,2 Proz.) der Fall. KOH von 0,5 Proz. verzögert die Verfärbung um zweimal 24 Stunden. Eine 4-proz. Lauge hindert jede Färbung. Dasselbe tut Essigsäure und zwar schon in einer Verdünnung von 1 : 1000. Sehr bemerkenswert ist es, „daß die zerriebene Masse von ganz jungen, 1 oder 2 Tage alten Larven keinerlei Verfärbung zeigt. Zerreibt man etwas ältere Larven, so färbt sich der Brei etwas. Er wird aber nicht schwarz oder dunkel, sondern bleibl blond.“

Untersuchungen von Dewitz haben nun ergeben, daß sich bei der oben erwähnten Verfärbung der Puppen von *Musca* alle diejenigen Stadien verfolgen lassen, welche man bei der Verfärbung des Larvenbreies wahrnimmt. Andererseits wird die Verfärbung der Puppen durch die gleichen Mittel unterdrückt, durch welche man die Verfärbung des Larvenbreies unterdrücken kann.

Um die Luft von noch weißen Puppen fernzuhalten, brachte Dewitz einige derselben in ein Glasröhrchen. Ein gut schließender Kork wurde bis ganz in die Nähe der Puppen vorgestoßen und der übrige Raum mit geschmolzenem Paraffin gefüllt. Solche Puppen zeigten auch nach Tagen keine Spur von Färbung. Sodann wurde mit dem gleichen Erfolg die Luft von der Puppe durch eine Wasserschicht fern gehalten. Hierbei erhielt man zur Hälfte braune und zur Hälfte weiße Puppen, wenn sie entsprechend in Wasser versenkt worden waren. Nach Kochen mit Wasser verfärbt sich keine Puppe. Die Gegenwart von Blausäure in der Luft, in der sich eine weiße Puppe befindet, verhindert ebenfalls die Färbung. Aether dagegen tut dies nicht. Absoluter Alkohol hindert die Verfärbung nur so lange, als sich die Puppe in ihm befindet; nimmt man die Puppe heraus, so färbt sie sich auch am folgenden Tage noch schwarzbraun. Es muß erwähnt werden, daß durch alle diese Mittel gleichzeitig mit der Verfärbung auch das Hartwerden der Puppenhaut verhindert wird. Beide Vorgänge scheinen daher in enger Beziehung zueinander zu stehen. Da bekanntlich Fliegenmaden erst dann, wenn sie sich zur Puppe zusammenziehen, anfangen sich bräunen und zwar in der aboralen Vertiefung, in der die beiden großen Stigmen liegen, so war es von Interesse zu prüfen, ob diejenigen Mittel, welche die Verfärbung des Larvenbreies und der fertigen Puppe verhindern, auch die Verpuppung der Larven aufzuhalten imstande sind. In der Tat hat Dewitz gezeigt, daß Fernhalten der Luft durch Verschließen des Gefäßes die Verpuppung aufhält; entsprechend wirkt auch Oelen der Larven. Wie es scheint, hat das oxydierende Enzym im Winter nicht die gleiche Wirkung wie im Sommer. *Lucilia*-Larven verpuppen sich im Herbste nicht mehr. Sie verbleiben nach Dewitz auch im Warmen mehrere Monate unverändert und verwandeln sich erst Mitte oder Ende Dezember. Wenn man solche Larven (Ende September bis Ende Dezember) zerreibt, so wird die Masse schwarz wie im Sommer, nur ist die Verfärbung sichtlich verzögert, und sie färbt sich wie die *Musca vomitoria* erst rot, ehe sie schwarz wird. Es scheint daher, „daß das

Enzym nicht die gleiche Wirkung besitzt, wie im Sommer". In einer späteren Arbeit (1905) bemerkt DEWITZ, daß die Oxydase in den Larven bis zur Verpuppung zunimmt und hierauf wieder abnimmt. Der Brei der Fliegen bleibt farblos. Er hält es nicht für unwahrscheinlich, daß die Verminderung der Färbung in dem Brei der Puppen und das völlige Verschwinden derselben in dem der Fliegen einer Verminderung der „Chromogens" zuzuschreiben sei.

GESSARD (l. c.) untersuchte das Vorkommen von Thyrosinase bei *Lucilia Caesar* und konnte sie sowohl in älteren Larven, wie in Puppen und dem ausgeschlüpften Insekt nachweisen. Die Puppen sind zunächst farblos, wie auch die eben ausgekrochene Fliege. Beide dunkeln aber an der Luft sehr rasch, indem letzterenfalls zugleich an Stelle eines rötlichen Schimmers der metallischgrüne Goldglanz tritt. Bei Ausschluß der Luft (des Sauerstoffes) bleibt die Chitinhaut blaß, dunkelt aber auch an Exemplaren, die nach Tötung durch Chloroform der Luft ausgesetzt werden.

PHISALIX (285) machte ähnliche Beobachtungen an *Phyllodromia germanica.* Die aus dem Ei schlüpfende Larve ist weiß, nimmt aber im Laufe von 3 Stunden eine graue, dann braune und endlich schwarze Farbe an unter dem Einfluß der Tyrosinoxydase bei Berührung mit Luft. Die Oxydase wie auch Tyrosin können schon sehr frühzeitig im Embryo nachgewiesen werden. GIARDINA (126) in Palermo beobachtete das Ausschlüpfen der Larven von *Ameles spallanzania.* Nachdem die Larve das Ei verlassen, streckt sie die Antennen und Beine, wobei die Färbung des Körpers sich verdunkelt. Er ist der Meinung, daß dieser Farbenwechsel „nicht die einfache und alleinige Folge des Einflusses der atmosphären Luft sein kann, da diese Zutritt auch zum Ei-Neste hatte", und macht auch das Licht verantwortlich (? B.). KÜNCHEL D'HERCULAIS (201) stellte Beobachtungen über die Veränderung der Färbung bei *Schistocerca peregrina* in Süd-Algier an. Diese Art von Orthopteren war bisher in 2 Varietäten bekannt, rosarote und gelbe. Auch er ist geneigt, dem Lichte bei der Farbengebung eine wichtige Rolle zuzuschreiben. Nach dem Ausschlüpfen sind diese Tiere grünlichweiß, dann werden sie bräunlich und nachher schwarz mit gelben und weißen Punkten. Später werden die Körperseiten rosarot, dann ganz rot, um schließlich nach und nach gelb zu werden. Die Exemplare, die im Schatten gezüchtet werden, erhalten keine scharfe Färbung und werden in Alkohol rosarot, ob es junge oder alte Exemplare sind.

Wie Gräfin LINDEN (227, 229) fand, verhindert bei jungen Puppen von *Vanessa urticae* der Aufenthalt in einer Kohlensäure- oder Stickstoffatmosphäre nicht nur das Erhärten der Puppenhülle und bei frisch geschlüpften Faltern das Erhärten der Flügel, sondern ebenso auch die Bildung melanotischer Pigmente.

Nach den Untersuchungen von GORTNER (130—133) entsteht auch bei den Coleopteren das schwarze Pigment durch Oxydation eines Chromogens infolge des Wirksamwerdens von Tyrosinase. Diese ist überall in der Hämolymphe vorhanden, während das Chromogen nur an bestimmten Stellen lokalisiert ist wodurch eben die schwarzen Zeichnungen der Flügeldecken bedingt werden. Es scheint, daß die Abscheidung des Chromogens schon rechtzeitig in der Puppe geschieht, bevor die beiden Flügellamellen in Verbindung getreten sind. Nach demselben Autor ist die Pigmentierung der Cicaden der Oxy-

dation eines in Wasser löslichen Aminophenols durch die Tyrosinoxydase zuzuschreiben. Die Oxydase befindet sich in der Oberfläche und bewirkt durch Oxydation des Chromogens die Bildung des Häutchens.

Roques (319) findet, daß in der Hämolymphe und im Fettkörper der Larve von *Limnophilus flavicornis* die Tyrosinoxydase während des ganzen Larvenstadiums in großer Menge vorhanden ist, bei Beginn des Puppenstadiums aber sehr schnell abnimmt. Im Laufe desselben erfolgt dann aber wieder eine Zunahme, die mit den Pigmentationsvorgängen zusammenfällt. In den letzten Stunden des Puppenstadiums nimmt die Oxydase von neuem ab und scheint bei dem fertigen Insekt ganz zu fehlen.

Battelli und Stern (14 und 15) haben gefunden, daß verschiedene Insekten sehr verschiedene Oxydationsfähigkeit gegenüber Polyphenolen aufweisen. Die an Polyphenoloxydase reichsten sind die Fliegenlarven und die am wenigsten wirksamen sind die Schmetterlinge des Seidenspinners (*Bombyx mori*). Von besonderem Interesse ist die Beobachtung, daß die ausgebildeten Insekten weniger Polyphenoloxydase besitzen als die Larven oder Puppen. So ist z. B. die Oxydationswirkung auf Hydrochinon bei der Fliege etwa 5mal schwächer als bei der Larve. Bei dem Schmetterling des Seidenspinners ist die Oxydationsintensität etwa 3mal kleiner als bei der Puppe. Die Hämolymphe dieser Puppen oxydiert Hydrochinon ebenso energisch, wie der ganze Körper. Battelli und Stern schließen daraus „daß die Polyphenoloxydase gleichmäßig in der Hämolymphe und den Geweben der Chrysaliden verteilt ist“ (? B.). Auch an Tyrosinoxydase sind nach Battelli und Stern die Fliegenlarven außerordentlich reich. Im Gegensatz zu Dewitz fanden sie das Ferment aber auch noch in den entwickelten Fliegen, allerdings wurden nur solche verwendet, die erst seit 24—48 Stunden ausgeschlüpft waren. Die verschiedenen Formen der Insekten, die einen größeren Tyrosinoxydasegehalt aufweisen, sind immer auch reicher an Polyphenoloxydase. Beide Oxydasen können nach Vorbehandlung mit Alkohol oder Aceton nach den üblichen Methoden leicht in Pulverform dargestellt werden (l. c. p. 70). Es scheint nach den Untersuchungen von Battelli und Stern daß, je größer die Menge des zu bildenden Pigmentes ist, desto größer auch der Gehalt der Insekten an jenen beiden Oxydasen ist. So sind z. B. die Fliegenlarven, die eine sehr dunkle Puppenhülle und ein stark pigmentiertes Insekt liefern, überaus reich an beiden Fermenten. Die Seidenspinnerraupe dagegen, die eine wenig pigmentierte Puppe bildet, besitzt relativ geringe Mengen davon, während wieder entsprechend der starken Pigmentierung des Schmetterlings in der Puppe die Menge beider Oxydasen zunimmt.

Alle die vorgenannten Erfahrungen weisen demnach übereinstimmend darauf hin, daß die Bildung der so verbreiteten schwarzen oder dunkelbraunen Pigmente im Integument der Insekten auf dem Vorhandensein oxydierender Fermente beruht, welche Substanzen beeinflussen, die wahrscheinlich der aromatischen Reihe angehören. „Es wäre“, wie v. Fürth (104) bemerkt, „durchaus unbegründet, das Tyrosin als ausschließliche Muttersubstanz der Melanine hinzustellen. Es sind dabei auch andere zyklisch Eiweißspaltungsprodukte (Phenylalanin, Tryptophan, Histidin, Prolin, Oxyprolin) im Auge zu be-

halten, die etwa nach vorausgegangener Hydroxylierung durch Tyrosinase in Melanin umgewandelt werden könnten. Wissen wir doch z. B., daß zwar nicht das Phenylalanin als solches, wohl aber die daraus im Stoffwechsel hervorgehende Homogentisinsäure ausgesprochen „melanogen“ ist“. In neuester Zeit ist wenigstens für die Melanine der Wirbeltiere das Tryptophan als Muttersubstanz angesprochen worden. EPPINGER konnte direkt die Entstehung des Melanins und des Melanogens aus dem Tryptophan experimentell erweisen.

d) Chemische Natur der Melanine.

Ueber die chemische Natur der gebildeten farbigen Produkte sind wir leider noch recht wenig unterrichtet. Man pflegt eine Reihe dunkler, chemisch schwer angreifbarer Pigmente aus Haaren, Federn, Chorioidea, gewissen Tumoren, Tintensekret der Cephalopoden (Sepia) als „Melanine“ zusammenzufassen. Ihre Analyse ergab außerordentlich wechselnde Werte (C 48,9—60,0 Proz., H 3,0—7,6 Proz., N 8–13 Proz., S 0—13 Proz.). Im Mittel zeigen die Melanine eine übereinstimmende Beziehung von N : H : C = 1 : 5 : 5 oder entfernen sich nicht allzu weit von dieser Relation. Nicht alle Melanine enthalten Eisen und Schwefel. Charakteristisch für dieselben ist ihre Unlöslichkeit in indifferenten Lösungsmitteln und in den meisten Säuren. Die meisten Melanine sind in warmer konzentrierter H_2SO_4 löslich und daraus durch Wasser fällbar. Konzentrierte HNO_3 löst unter Bildung von vielleicht nitrierten Spaltungsprodukten. Das schwarze Schuppenpigment der Lepidopteren löst sich in HNO_3 mit umbrabrauner oder olivenbrauner Farbe. In vielen Fällen erscheint dieses Pigment auch in HCl löslich (URECH). Gegenüber Alkalien verhalten sich Melanine verschieden; manche sind in verdünnten Alkalien leicht löslich; andere widerstehen selbst kochenden konzentrierten Laugen. Durch schmelzende Alkalien werden Melanine in charakteristischer Weise unter Bildung saurer Produkte (Melaninsäuren) verändert. Manche Melanine werden durch Oxydations- bzw. Reduktionsmittel entfärbt. Bei Abbauversuchen durch Kalischmelze, trockene Destillation und Oxydationsmittel wurde gelegentlich das Auftreten von Ammoniak, Pyrrol, Pyridin, Indol, Skatol, Blausäure, einer phenolartigen Substanz, Bernsteinsäure, Oxalsäure und flüchtiger Fettsäuren beobachtet (O. v. FÜRTH und JERUSALEM, 106). Da sich die vorliegenden Untersuchungen bis jetzt bloß auf Melanine von Wirbeltieren und Cephalopoden beziehen, muß ich bezüglich der chemischen Einzelheiten auf die zitierten Abhandlungen verweisen, dagegen sei noch erwähnt, daß „künstliches“ aus Tyrosin durch Pilztyrosinase hergestelltes Melanin eine Zusammensetzung ergab, die (auf den N als Einheit bezogen) die Atomrelation ($C_{8,2}$, $H_{7,7}$, N_1, $O_{4,1}$) ergab. Die Analysen, auf aschefreie Substanz berechnet, lieferten (im Mittel):

C . .	52,77	Proz.
H . .	4,16	„
N . .	7,62	„
O . .	35,44	„

Der Zusammensetzung des Tyrosins ($C_9H_{11}NO_3$) entsprechen die Werte

C . . 59,67 Proz.
H . . 6,07 „
N . . 7,73 „
O . . 26,53 „

Es handelt sich demnach bei der Umwandlung des Tyrosins in Melanin durch Tyrosinasewirkung um einen Kondensationsvorgang, bei dem das Verhältnis zwischen C und N, wenn überhaupt, nur wenig verschoben wird, jedenfalls aber die relative Abnahme des H unter gleichzeitiger Aufnahme von O im Vordergrunde steht (v. Fürth).

In bezug auf seine Reaktionen war solches künstliches Melanin von solchem natürlicher Herkunft nicht zu unterscheiden. Es ist wichtig, hervorzuheben, daß die chemische Untersuchung sowohl künstlichen wie natürlichen Melanins (Hippomelanin) „keine Tatsache zutage gefördert hat, welche mit der durch zahlreiche biologische Tatsachen gestützten Hypothese einer fermentativen Bildung von Melanin durch Einwirkung von Tyrosinasen auf zyklische (aus dem Eiweißmolekül stammende) Komplexe unvereinbar wäre“ (v. Fürth).

Wie bekannt, ist die Dunkelfärbung des Integumentes der Insekten keineswegs in allen Fällen gleichmäßig über die Oberfläche verbreitet, sondern es kommen durch lokale Pigmentbildung die mannigfachsten Zeichnungen zustande. So erscheinen beispielsweise Käferflügeldecken oder Raupenhäute oft in der verschiedensten Weise auf hellem farblosen oder farbigen Grunde dunkel gefleckt oder gestreift. Beruht die Bildung des dunklen Pigmentes nun wirklich auf einem fermentativen Prozeß, so muß man daraus schließen, daß das Chromogen oder das oxydierende Ferment oder beide nicht gleichmäßig in den Chitinschichten verbreitet sind, sondern offenbar als Produkt ganz bestimmter Gruppen von Hypodermiszellen abgesondert werden. Da dieselben Elemente sich zweifellos auch an der Chitinbildung beteiligen, so liegt hier wieder ein Fall vor, wo ein und dieselbe Zelle zu verschiedenen Zeiten ganz verschiedene Sekrete erzeugt, wofür ja auch andere Skelettbildungsprozesse zahlreiche Beispiele liefern (vgl. dieses Handbuch, III). Es ist dies um so bemerkenswerter, als in anderen Fällen die Durchtränkung fertig gebildeter Chitinschichten mit anderen Stoffen sehr gleichmäßig erfolgt und dann im wesentlichen wohl auf die allgemeine Ernährungsflüssigkeit (Blut) zu beziehen sein dürfte (Verkalkung des Crustaceenpanzers).

Es liegt nahe, zu prüfen, ob sich die veränderte Tätigkeit einzelner Zellgruppen der Hypodermis (chitinogene Zellen) nicht auch sonst noch durch ein verschiedenes Verhalten ausprägt. Gewisse Erfahrungen von Petersen (281) an Raupen und Puppen von Schmetterlingen scheinen für eine solche Annahme zu sprechen. Er fand die Cuticula der Raupe von *Pieris brassicae* „durchscheinend, mit Ausnahme der Stellen, wo sich schwarze Zeichnungen finden; diese entstehen durch Pigmentablagerung in der Cuticula und bestehen aus einigen größeren Flecken auf jedem Segment und einer großen Zahl kleiner schwarzer Pünktchen, die überall zerstreut liegen. Bei genauerer Untersuchung zeigt sich nun, daß die schwarzen Pigmentflecken und -pünktchen sich nur an der Wurzel von Haaren oder Härchen finden, daß die papillenartigen Fortsätze der Cuticula ent

sprechend der Größe der Haare sind, welche sie tragen, und daß die größeren schwarzen Fleckenzeichnungen der Raupe dadurch zustande kommen, daß die Papillen hier dichter stehen, größer sind und die dunklen Pigmentflecke sich berühren .... Um die schwarze Wurzel des Haares herum findet sich in weiterem Umkreise die Cuticula bräunlich pigmentiert. Die Haare selbst sind teils schwärzlich oder blaß-bräunlich, teils fast farblos, oder das Pigment ist nur an einigen Stellen sichtbar." Sehr merkwürdig ist nun, daß die grünlichen Pigmentkörnchen der Hypodermiszellen, wie PETERSEN angibt, an den Stellen, wo sie bei der Raupe von der dunkel pigmentierten Cuticula bedeckt werden, ein anderes chemisches Verhalten zeigen als dort, wo sie vermittels der durchsichtigen Cuticula dem Lichte ausgesetzt sind. „Dieses läßt sich leicht an der zur Verpuppung reifen Raupe von *Pieris brassicae* zeigen. Behandelt man solche Raupen mit kochendem Wasser und entfernt nach der von SWAMMERDAM angegebenen Methode die Raupenhaut (vgl. dies. Handb., III, p. 805), so zeigt die darunter liegende, in der Bildung begriffene Puppenhaut genau die Zeichnungen der abgestreiften Raupenhaut, und zwar in der Weise, daß die unter den schwarzen Flecken der letzteren gelegenen Partien genau in demselben Umfang karminrot erscheinen, während alles übrige gelblichweiß bleibt. Bei mikroskopischer Untersuchung an Querschnitten erscheinen die Pigmentkörnchen der Hypodermis in den rot gewordenen Partien genau wie an einem Karminpräparat, während die hell gebliebenen Pigmentkörnchen grünlich tingiert sind, besonders in dem nach innen gelegenen Teil der Zellen, während sie nach außen hin weißlicher werden." Wie in dem oben erwähnten Fall, fand PETERSEN auch bei solchen Puppen, die im fertigen Zustande gleichmäßig dunkelbraun oder schwärzlich gefärbt sind, die ganze Oberfläche (auch bei den ganz glatt und glänzend erscheinenden Noctuen-Puppen) mehr oder weniger dicht mit mikroskopisch feinen Härchen bedeckt. An der Puppe von *Sphinx ligustri* ließ sich das Braunwerden der Cuticula ganz besonders gut verfolgen. Nach dem Abstreifen der Raupenhaut ist die Puppe, wie das die Regel ist, zuerst grün gefärbt und nimmt erst allmählich die dunkelbraune Färbung an. PETERSEN untersuchte nun Cuticularstücke aus den verschiedenen Stadien der Umfärbung, und es zeigte sich in evidenter Weise, daß die Haarwurzeln zuerst in ganz geringem Umkreise hellbraun tingiert sind, daß diese Flecken aber entsprechend dem Dunkelwerden der Puppe fortschreitend sich vergrößern und dunkler färben, bis sie sich schließlich berühren, und nun die ganze Cuticula dunkelbraun gefärbt ist. Außerdem dunkelt allerdings die ganze Cuticula gleichmäßig nach (bei einigen Arten sehr schnell), und dieses Dunkelwerden schreitet mit der Erhärtung der Cuticularschicht fort.

Eine außerordentlich große Verschiedenheit bezüglich der Entwicklung des schwarzen Pigmentes beobachtete Gräfin LINDEN an Puppen von *Vanessa urticae*, welche sich aus Raupen gebildet hatten, die kurze Zeit vor der Verpuppung bei einer Temperatur von 32 bis 35° C gehalten wurden. Gegenüber normalen Puppen zeichneten sich diese Wärmeformen, abgesehen von ihrer geringeren Größe, durch den gänzlichen Mangel dunkler Pigmentierung aus. Die Puppenhüllen schillerten in den schönsten Perlmutterfarben und blieben nach dem Auskriechen des Schmetterlings als zartes durchsichtiges Häutchen zurück. Die normalen schwarzen Zeichnungen

waren hier nicht einmal angedeutet. Die dunkelsten Puppen erhielt Gräfin Linden bei niederer Temperatur (während der kalten Herbsttage). Wie später noch näher zu besprechen sein wird, sind auch die Schmetterlinge, welche aus solchen Wärmepuppen schlüpfen, heller, und es läßt sich in den meisten Fällen eine deutliche Abnahme der schwarz pigmentierten Schuppen nachweisen. Ob man diese Erscheinungen damit in Zusammenhang bringen darf, daß, wie schon erwähnt, auch die Melanose der Hämolymphe von Insekten durch erhöhte Temperatur beeinträchtigt bzw. ganz verhindert wird, erscheint fraglich, da, wie später zu zeigen sein wird, Temperaturen über 40° C die Bildung dunklen Pigmentes bei Schmetterlingen gerade umgekehrt wieder fördern.

Chemisch sind die Insektenmelanine noch kaum untersucht. Ishizaka (169) hat aus Maikäfern (im ganzen) ein Melanin dargestellt, welches alle Eigenschaften der sonst bekannten natürlichen Melanine zeigte. Die Tiere wurden mit 20-proz. Kochsalzlösung und einer kleinen Menge mit Essigsäure angesäuerter Kaliumacetatlösung extrahiert. Daraus Fällung als Kupfersalz mit $CuCl_2$, dann Ueberführen in das Kalisalz, Behandeln mit KOH, zuletzt Fällen mit Essigsäure. Die Zusammensetzung entsprach 52,04 Proz. C, 5,53 Proz. H, 10,99 Proz. N, 1,82 Proz. S.

2. Lipochrome.

Wie bei den Crustaceen, so spielen auch bei sehr vielen Insekten Lipochrome als Pigmente des Integumentes eine große Rolle und veranlassen hauptsächlich rote und gelbe Färbungen. Als Lipochrome (Fettfarbstoffe) faßt man gewisse im Pflanzen- und Tierreich weitverbreitete Substanzen zusammen, deren Zusammensetzung und chemische Natur meist noch ganz unbekannt ist (eine Ausnahme machen gewisse pflanzliche, hierhergehörige Farbstoffe [Carotine]; so besteht das eigentliche Carotin aus 89,5 Proz. C und 10,5 Proz. H [$C_{40}H_{56}$]), die aber durch gemeinsame qualitative Reaktionen zu einer Gruppe vereinigt sind. Selten kristallisierbar, bilden sie meist amorphe, salbenartige Körper, welche von Fetten leicht aufgenommen werden, sich mit konzentrierter H_2SO_4 oder HNO_3 blau, blaugrün oder violett (bis braun) färben und in Alkohol, Chloroform, Aether, Schwefelkohlenstoff, Benzol, Fetten und ätherischen Oelen löslich sind. Sie widerstehen der Verseifung und erleiden sehr oft bei Zusatz von Jodkalium in Alkali zu einer alkoholischen Lösung einen Farbenumschlag in Blaugrün. Spektoskopisch zeigen Lipochromlösungen selten nur einen, meist 2 Absorptionsstreifen, seltener 3 in der blauen Zone des Spektrums. Diese Bänder sind unscharf, das eine liegt in der Nähe von F, das andere zwischen F und G. Die Breite und Lage derselben ist vom Lösungsmittel abhängig. Lipochrome sind C-, H- und O-haltig, aber N-frei. Mehrfach ist der Versuch gemacht worden, die Lipochrome auf Grund ihrer Löslichkeit oder ihres spektralen Verhaltens in Gruppen zu teilen (Kühne). So hat man chloroform- und ätherlösliche Lipochrome mit 2 Absorptionsstreifen als Chlorophane und alkohollösliche mit einem Absorptionsband als Rhodophane bezeichnet, indessen ist auf eine derartige Einteilung nicht viel zu geben, und noch weniger erscheint es bei den sehr mangelhaften Methoden der Darstellung zurzeit gerechtfertigt, einzelne Farb-

stoffe (resp. Farbstoffgemenge) mit besonderen Namen zu belegen, wie es namentlich Krukenberg (196—198) in weitgehendem Maße getan hat.

Zur Darstellung dieser Farbstoffe bedient man sich ganz allgemein der Extraktion der betreffenden Organteile mit heißem oder kaltem Alkohol, Aether, Petroläther, Schwefelkohlenstoff oder Chloroform. Die Wahl des Lösungsmittels ist abhängig davon, ob etwa lipochromfremde Farbstoffe mit in Lösung gehen. Zur Beseitigung mitgelöster Fette wird die alkoholische Lösung mit alkoholischer Lauge gekocht, wobei Lipochrome nicht verseift werden. Aus der alkalischen Lösung kann das Lipochrom direkt oder nach Ansäuern mit Petroläther, Aether oder Chloroform aufgenommen werden. Die Extraktion kann durch vorheriges Aussalzen des Farbstoffes mit NaCl erleichtert werden. Die meisten Lipochrome erweisen sich namentlich in Chloroformlösung mehr oder weniger lichtempfindlich.

Auf dem Vorhandensein von Lipochromen beruht nach Krukenberg (l. c.) die rote oder gelbrote Färbung der Flügeldecken vieler Käfer (Coccinelliden, Elateriden, Cerambyciden, Chrysomeliden). Griffiths (135) hat aus den Flügeldecken von *Pyrochroa coccinea*, *Lina populi* und *Coccinella septempunctata* durch Behandeln mit Alkohol und Aether ein amorphes rotes Pigment, angeblich von der Zusammensetzung ($C_7H_8NO_3$) isoliert, dessen Zugehörigkeit zu den Lipochromen wegen des N-Gehaltes fraglich erscheint und dem er den Namen Coleopterin beigelegt hat. Außer in Alkohol und Aether ist der Farbstoff auch in Schwefelkohlenstoff und Essigsäure löslich; die Lösungen zeigen kein charakteristisches Spektrum und sind lichtempfindlich. Bei Chrysomeliden und Coccinelliden hat Zopf (417) nachgewiesen, daß sie einen carotinartigen Stoff ausscheiden. Reizt man einen Pappelblattkäfer (*Lina populi* und *tremulae*), indem man ihn zwischen den Fingern hält oder ängstigt man ihn durch schwache Chloroformierung, so gibt er einen roten Saft ab, der in Form eines klaren Tropfens aus dem Munde hervorquillt. Es handelt sich dabei sicher um ein Sekret besonderer Drüsen (wahrscheinlich der Speicheldrüsen). Beim Eintrocknen scheiden sich kleine Gruppen winziger roter Kriställchen aus, die im Polarisationsmikroskope bei gekreuzten Nicols mit scharlachroter Farbe leuchten. Diese Kristalle zeigen Carotinreaktion. Mit konzentrierter H_2SO_4 betupft, färben sie sich indigblau, später dunkelblau und auch der übrige Teil des zu einem roten Lack eingetrockneten Tröpfchens nimmt blaue Färbung an. Ferner tritt beim Benetzen mit konzentrierter HNO_3 ebenfalls deutlich blaue Färbung ein, die aber sehr schnell vorübergeht, weil die Säure auf den Farbstoff rasch oxydierend wirkt. Wie diese Reaktionen, so weisen auch die Löslichkeitsverhältnisse (das Pigment ist unlöslich in Wasser, löslich in Alkohol, Aether, Chloroform, Benzol, Schwefelkohlenstoff, Fetten und ätherischen Oelen) auf Carotin hin, ebenso die Empfindlichkeit des Farbstoffes gegen den Sauerstoff der Luft und endlich die Möglichkeit seiner Abtrennung durch Verseifung der alkoholischen Lösung.

Mit dem in dem erwähnten Sekret enthaltenen Carotin stimmt nun in den genannten Punkten auch der rote Farbstoff überein, welcher in den scharlach- bis blutroten, bei *L. tremulae* meist einen kleinen Stich ins Bräunliche zeigenden Flügeldecken sich findet.

Mit Alkohol lassen sich dieselben fast ganz entfärben. Durch Verseifnng des rotgelben Extraktes mit 30-proz. Natronlauge läßt sich ein Pigment abtrennen, welches in Aether oder Petroläther sofort mit gelber bis orangener Farbe übergeht. Die ätherische Lösung zeigt in gewisser Schichtdicke ein einziges breites Absorptionsband in Grün und Blau, das etwa von λ 515 bis λ 480 reicht. Beim Eindampfen erhält man auf der Porzellanschale einen schön roten Ueberzug, der in Alkohol, Aether, Chloroform, Petroläther, Benzol, Schwefelkohlenstoff, Fetten und ätherischen Oelen löslich, in Wasser aber unlöslich ist. Mit konzentrierter H_2SO_4 färbt er sich schön indigblau, desgleichen beim Betupfen mit konzentrierter HNO_3. Durch wässerige verdünnte Jodlösung wird der Ueberzug schmutzig-blaugrün resp. olivengrün. Legt man die Flügeldecken in konzentrierte H_2SO_4, so färben sie sich schmutzig-blaugrün. Bei stärkerer Vergrößerung lassen sich dann in denselben massenhaft Gruppen von schön indigblauen Partikelchen nachweisen, die bei gekreuzten Nicols als Gruppen von tiefblauen Kriställchen erscheinen. Es sind dies Lipocyaninkristalle, wie sie beim Zusammenbringen irgendeines Carotins mit konzentrierter H_2SO_4 immer entstehen. Aus dem spektroskopischen Befund (nur ein Absorptionsband) ergibt sich, daß man es hier mit einem Monocarotin zu tun hat, wie ein solches bisher nur bei Spaltpilzen (*Micrococcns rhodochrous* Zopf) nachgewiesen wurde. Außer in den Flügeldecken kommt dieser Carotinfarbstoff noch an den seitlichen Rändern und am Ende des stahlblauen Hinterleibes, sowie auch an Fett gebunden in den roten Eiern vor, dasselbe Pigment färbt ferner auch die Flügeldecken gewisser roter Coccinellen (*C. septempunctata* und *quinquepunctata*). In den mennigroten Flügeldecken der *Clythra quadripunctata*, eines auf Weiden lebenden Käfers, findet sich ebenfalls ein carotinartiger Farbstoff, doch weicht er von dem eben besprochenen Pigment dadurch ab, daß er nicht den Charakter eines Monocarotins hat (Zopf, l. c.). Die Lösung (in Petroläther) zeigte die beiden, für Dicarotine charakteristischen Absorptionsbänder, nämlich eines bei F und eines zwischen F und G. Jenes reichte etwa von λ 496 bis λ 480, dieses von λ 460 bis λ 448. In den dottergelben Eiern kommt der gleiche Farbstoff an Fett gebunden vor. Schließlich sei noch erwähnt, daß Phisalix (284) aus getrockneten Exemplaren der Feuerwanze (*Pyrrhocoris apterus*) durch Extraktion mit Schwefelkohlenstoff, welcher bekanntlich Carotine außerordentlich leicht aufnimmt, einen roten Farbstoff extrahiert hat, dessen Lösung ein ähnliches Spektrum ergab, wie Carotin, der Rückstand beim Verdunsten färbte sich mit konzentrierter H_2SO_4 blaugrün [1]).

Heim (147) hat den roten Farbstoff der Larve einer *Trombidium*-Art untersucht und fand ihn in Alkohol, Aether, Chloroform und Schwefelkohlenstoff mit roter Farbe löslich, die durch konzentrierte H_2SO_4 dunkelblau, durch rauchende HNO_3 blaßgrün gefärbt wird und bei Einwirkung von Jodjodkalium unverändert bleibt.

An die Lipochrome lassen sich gewisse in den gleichen Lösungsmitteln mit gelber Farbe lösliche, im übrigen noch ganz unbekannte gelbe Farbstoffe anschließen, die zuerst von Krukenberg (200) als

1) Anmerkung. Die sehr interessanten Beobachtungen von Schulze (335) über Carotinkörper bei Käfern sind mir leider erst zu spät bekannt geworden. Sie finden noch später Berücksichtigung.

Uranidine bezeichnet wurden und denen er bei wirbellosen Tieren eine weite Verbreitung zuschreibt. Die gelbliche oder gelbe Farbe der Hämolymphe vieler Insekten soll unter anderem durch solche Uranidine bedingt sein. Er charakterisiert sie als Farbstoffe, „welche unter Mitwirkung von Fermenten in bräunliche oder dunkelviolette, gegen lipochromatische Lösungsmittel und Alkalien, teilweise auch gegen Säuren widerstandsfähige Massen (Melanine) verwandelt werden". Ob man wirklich das Recht hat, diese sogenannten Uranidine als Muttersubstanzen von Melaninen zu bezeichnen, erscheint durchaus fraglich.

Von großem Interesse sind die in den Schuppen gewisser Schmetterlinge nachgewiesenen

3. Farbstoffe der Purinreihe.

Ursprünglich sind alle Schuppen auch in Fällen, wo später die verschiedensten Pigmente auftreten, vollkommen farblos und glasartig durchsichtig. Die meist in Form von Körnchen erfolgende Ablagerung von Pigment im Schuppenhohlraum erfolgt erst ziemlich spät, zu einer Zeit, wo das Ausschlüpfen des fertigen Insektes nahe bevorsteht. Auf Einzelheiten der Pigmententwicklung wird später noch zurückzukommen sein. Hier sei nur der bemerkenswerten Tatsache gedacht, daß, anscheinend beschränkt auf die Gruppe der Pieriden, als weißes oder gelbes Schuppenpigment Harnsäure bzw. Derivate derselben auftreten. Aus den Flügeln einiger tausend Exemplare der Kohlweißlinge (*Pieris brassicae*), die zunächst mit Alkohol, kaltem und kochendem Wasser behandelt wurden, erhielt Hopkins (162—167) durch Extraktion mit Ammoniak oder schwacher Sodalösung eine Flüssigkeit, die auf Säurezusatz einen schweren Niederschlag gab, der, in Alkali gelöst und nach Kochen mit Tierkohle neuerlich durch Säure gefällt, sich in Form rhombischer Kristalle abschied. Die Substanz erwies sich in ihren Reaktionen (Murexidreaktion, Fällbarkeit durch Sättigung der ammoniakalischen Lösung mit Ammoniumchlorid) mit Harnsäure übereinstimmend, und dies wurde auch durch Analysen bestätigt.

Hopkins untersuchte ferner auch das gelbe Pigment von *Gonopteryx rhamni* (Zitronenfalter). Die Flügel dieser Art wurden nach Extraktion mit Alkohol und kaltem Wasser mit destilliertem Wasser ausgekocht. Dabei ging das gelbe Pigment in Lösung und schied sich beim Erkalten in Form eines gelben Pulvers wieder ab. Dieses erwies sich löslich in Alkalien und in heißem Wasser. Die ammoniakalische Lösung wurde durch Ansäuren ausgefällt und erschien durch ihre grüne Fluoreszenz ausgezeichnet, die nach Zusatz von Chlorzink noch an Intensität zunahm. Die Lösungen des im getrockneten Zustande orangegelben Pigmentes wurden durch Schwermetallsalze gefällt. Der Farbstoff löst sich unter Zersetzung in konzentrierter HNO_3 und die beim Eindunsten in typischer Weise auftretende Murexidreaktion bewies die Zugehörigkeit der Substanz zur Harnsäurereihe. Durch Erhitzen von Harnsäure mit Wasser im zugeschmolzenen Rohr soll ein gelber Farbstoff entstehen (Mykomelinsäure Hlasiwetz), welcher dieselben Reaktionen gibt, wie das gelbe Schuppenpigment. Dieser gelbe Farbstoff ist überdies durch eine sehr charakteristische Reaktion ausgezeichnet. Wird derselbe mit Schwefelsäure (15—20 Proz.) am

Wasserbade erhitzt, so wandelt er sich langsam in ein prächtig purpurrot gefärbtes Produkt („Lepidoporphyrin“) um. Dieses ist unlöslich in Alkohol, Aether und heißem Wasser, löst sich aber unzersetzt in konzentrierter H_2SO_4. Die saure Lösung zeigt zwei Absorptionsstreifen (einen in Grün zwischen D und E und einen bei F). Beim Verdünnen oder Neutralisieren der schwefelsauren Lösung scheidet sich das Lepidoporphyrin in Form roter Flocken ab. Hopkins analysierte das gelbe Pigment mehrerer *Pieris*-Arten und erhielt annähernd übereinstimmende Werte. Aus den Mittelzahlen (C 38,13 Proz., H 3,47 Proz., N 37,11 Proz., O 21,29 Proz.) ergibt sich, daß der Farbstoff zur Harnsäure in naher Beziehung steht (zit. nach v. Fürth). Es ist bemerkenswert, daß diese Schmetterlinge unmittelbar nach dem Ausschlüpfen erhebliche Mengen von Harnsäure entleeren, der dann bei den gelben Pieriden ein gelbes Pigment beigemischt ist, das, wie aus der Lepidoporphyrinreaktion hervorgeht, mit dem gelben Flügelpigment identisch ist. Von der Färbungsähnlichkeit der Falterausscheidungen mit dem Gesamtfarbenton der Flügel in vielen Fällen ausgehend, kam auch Urech (381, 388) zu der Vermutung, daß zwischen beiden ein durch den Chemismus der betreffenden Organismen bedingter Zusammenhang besteht. Die Flügel embryonaler Pieriden geben weder die Murexid- noch die Lepidoporphyrinreaktion, solange nicht der Zeitpunkt des Ausschlüpfens nahe ist, also jene Phase erreicht hat, wo auch bereits die Anhäufung von Exkretionsprodukten in der Kloake beginnt.

Auf den weißen Schuppen von *Anthocharis cardamines* (Aurora) und von *Pieris brassicae* beobachtete Urech nach Verdunsten des mit ihnen erhitzten Wassers Häufchen kristallinischer Körperchen, vielleicht die Substanz, welche die Murexidprobe liefert. Diese letztere fiel nicht nur mit den isolierten weißen Schuppen der genannten beiden Arten positiv aus, sondern ebenso auch mit den gelben und gelbgrünen von *Colias edusa* und den gelben von *Rhodocera rhamni*. Die Schuppen gaben in allen diesen Fällen mit HNO_3 und NH_3 leicht die rote Murexidfarbe. Die weißen und dottergelben Schuppen an der vorderen Ecke der Oberseite des Vorderflügels von *Vanessa urticae* geben bei der Murexidprobe nur eine tiefgelbe Farbe. Die schwefelgelben Schuppen von *Papilio Machaon* werden bei Anstellung der Murexidprobe grün (Urech). Es ist bemerkenswert, daß die weißen Schuppen der Oberseite und die schwefelgelben der Unterseite von *Pieris brassicae* im durchfallenden Licht unter dem Mikroskop alle gleichmäßig ockergelb aussehen, im auffallenden dagegen die einen weiß, die anderen gelb. Es scheint daher, daß auch die am Flügel erscheinenden Schuppen ein gelbes Pigment enthalten, das nur im durchgehenden, nicht aber im reflektierten Lichte gelb sichtbar ist. Ein herausgeschnittenes Stück der Flügel, das nur weiße Schuppen enthält, färbt beim Kochen das Wasser nicht, und erst beim Erkalten wird letzteres milchigweiß, und es setzt sich allmählich ein krümliges weißes Sediment ab. Verdampft man die Flüssigkeit, so erhält man einen gelb berandeten Rückstand. Kocht man dagegen ein Flügelstück mit gelben Schuppen, so färbt sich das Wasser zitronengelb und trübt sich beim Erkalten. Auch bei *Anthocharis cardamines* erscheint die von heißem Wasser aus den weißen Schuppen extrahierte krümlige Substanz im durchfallenden Lichte isabellfarbig, im reflek-

tierten weiß. Bei *Pap. Podalirius* enthalten nach Gräfin Linden (228) die Zellen der Puppenflügelmembranen farblose oder gelbgrüne Körnchen, die durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen auffallen und bei Behandlung mit HCl typische Harnsäurekristalle liefern.

Die Angaben von Hopkins finden im wesentlichen auch Bestätigung durch Beobachtungen, welche Griffiths (137) an einem grünen Pigment in gewissen Flügelschuppen verschiedener Nachtfalter machte (einige *Papilio*-Arten, *Parthenos gambrisius*, *Hesperia*-Arten, *Limenitis pocris*, *Halias prasinana, Cidaria miata*, *Ino statices*, *Larentia*-Arten). Er fand das Pigment in angesäuertem Wasser löslich vom Charakter einer zweibasischen Säure. Als Mittel von drei Analysen des aus den Lösungen als amorphe Masse sich abscheidenden Farbstoffes, der zunächst in ein in seidenglänzenden Nadeln kristallisierendes Silbersalz übergeführt wurde, ergab sich die Formel ($C_{11}H_{12}N_8O_{10}$). Durch langes Kochen zerfällt die Substanz, welche Griffiths „acide lépidoptérique" nannte, in Harnstoff, Alloxan und Kohlensäure; durch längere Einwirkung kochender HCl entsteht Harnsäure angeblich nach der folgendenden Gleichung:



$$C_{11}H_{12}N_8O_{10} = 2\ C_5H_4N_4O_3 + CO_2 + 2\ H_2O.$$

Es muß ausdrücklich betont werden, daß Griffiths nicht die Schuppen für sich allein untersuchte, sondern den Farbstoff durch Auskochen der ganzen Flügel in Wasser gewann. Aus den Schuppen derselben Arten konnte M. Baer (11) niemals ein grünes Pigment extrahieren, dieselben enthielten meist gelbes oder braunes Pigment, das bei der Erzeugung des rein optischen Grüns beteiligt war. Ob es sich nun in Griffiths' Versuchen um ein grünes Pigment in der Flügelmembran handelte oder ob das gelbraune Schuppenpigment bei der Behandlung mit Säure erst in ein wirkliches Grün übergeht, konnte Baer wegen Mangels an Material nicht feststellen. Für die erstere Möglichkeit spricht der Umstand, daß, wie Baer fand, eine grüne Pigmentierung der Flügelmembran bei Tagfaltern gar nicht selten ist. Schuppen fehlen an solchen Stellen oder sie sind farblos und durchsichtig. Dabei handelt es sich stets um ein helles Grasgrün bis Gelbgrün, das rasch abblaßt und im frischen Zustande sich leicht ausziehen läßt. (So bei *Papilio Antheus, Phorcas, Agamemnon*, *Colaenis Dido* und *Danais Cleona*.) Die gelbgrüne Färbung auf der Unterseite der Hinterflügel von *Anthocharis cardamines* wurde fälschlich auf echtes grünes Pigment zurückgeführt; es handelt sich aber in Wahrheit nur um eine Mischfarbe, erzeugt durch gleichmäßige Vermischung (Nebeneinanderlagerung) satt kanariengelber mit schwarzen Schuppen (M. Baer). Nach Kolbe (187) geben die Schuppen der grünen Unterseite, sowie des prächtigen blaugrünen Bandes der *Epicalia obrinus* an kochenden Alkohol ein blaugrünes Pigment ab. Ebenso soll es auch bei der grasgrünen *Colaenis Dido* und *Geometra papilionaria* sein.

In den der Schuppen beraubten durchsichtigen Puppenflügeln von *Pieris brassicae* fand Urech (380) einen grünlichblauen Farbstoff, der etwas ältere Flügelchen smaragdgrün färbte, mit Ausnahme des Geäders. Derselbe erwies sich in Wasser leicht löslich. Nach dem Verdunsten des Wassers bleibt eine tiefgrüne häutige Masse zurück, die bei neuem Zusatz von Wasser sich nicht mehr ganz löst. „Demnach scheint es", sagt Urech, „daß beim Extrahieren der grüne Farbstoff noch an eine andere Substanz gebunden in Lösung geht

und auch durch dickes Filtrierpapier läuft, erst bei wiederholtem Eintrocknen wird dieses unmöglich, möglicherweise ist sie die Muttersubstanz oder auch nur der Träger des grünen Farbstoffs“. Ferner fand Urech, daß bei starkem Erwärmen der Lösung die Farbe verschwindet, ebenso auch in der Kälte bei Zusatz von Alkali, in konzentrierter H_2SO_4 und HCl erhält sie sich dagegen halbe Stunden lang. In konzentrierter HNO_3 geht das grüne Pigment zuerst in Violett, dann in Rot und Gelb über, gleichzeitig wird Gasentwicklung beobachtet. Alkalilösungen verändern die Farbe momentan in schwaches Gelb. Urech hält es nun für wahrscheinlich, daß der erwähnte Farbstoff die Muttersubstanz des Schuppenpigmentes darstellt, doch hält er ihn nicht für identisch, auch mit dem Blutfarbstoff der Schmetterlinge glaubt er ihn nicht identifizieren zu können.

In einer weiteren Untersuchung über die Schuppenpigmente des Zitronenfalters wird von Urech hervorgehoben, daß die Schuppen zwei verschiedene Substanzen enthalten, ein trocken gelblich, gelöst grün erscheinendes Pigment und eine ebenfalls wasserlösliche krümlige Masse. Wesentlich auf diese Ergebnisse Urechs gestützt, hat Gräfin Linden (l. c.) Zweifel geäußert, ob Hopkins und Griffiths, die immer an ganzen Flügeln fertiger Falter gearbeitet haben, es wirklich mit reinem Schuppenpigment zu tun gehabt haben. Ich kann diese Zweifel auf Grund eigener Erfahrungen nicht teilen und habe mich jedenfalls davon überzeugt, daß mit den abgestreiften Schuppen allein die von Hopkins angegebenen Reaktionen gelingen, wie denn auch schon Urech an isolierten Schuppen die Murexidreaktion erhielt. Die eben besprochenen Fälle sind nun keineswegs die einzigen, wo typische Exkretstoffe als Schuppenfarben auftreten, sondern als solche fungieren ziemlich häufig auch

4. Farbstoffe aus der Gruppe der Gallenpigmente.

Durch die Untersuchungen der Gräfin Linden (227), die aber einer Nachprüfung dringend bedürfen, da sie keineswegs frei von Widersprüchen sind und auch methodisch strengeren Anforderungen durchaus nicht genügen, sind wir besonders über gewisse hierhergehörige rote Farbstoffe der *Vanessa*-Raupen, -Puppen und -Schmetterlinge genauer unterrichtet. Schon Urech (381, 388) hatte gefunden, daß die roten Schuppenfarbstoffe der Vanessen leicht durch heißes Wasser extrahierbar sind; er konstatierte weiter auch ihre Löslichkeit in HCl, HNO_3 und NH_3. Viel langsamer als durch heißes Wasser wird der rote Schuppenfarbstoff durch kaltes Wasser gelöst. Coste (45), der die Löslichkeitsverhältnisse der Schuppenpigmente bei den verschiedensten Schmetterlingen untersucht hat, bemerkt, daß die den helleren gelben und roten Tönen zugrunde liegenden Schuppenfarbstoffe leichter löslich seien, als die dunkleren. Gräfin Linden fand jedoch keine wesentlichen Unterschiede. Außer durch heißes und kaltes Wasser werden die roten Pigmente der Vanessen auch noch durch konzentrierte Traubenzuckerlösung, Glyzerin und verdünnte Lösungen von Neutralsalzen ausgezogen. Konzentrierte H_2SO_4 löst das Pigment mit purpurroter Farbe, HCl mit rotgelber und konzentrierte HNO_3 mit intensiv roter Farbe. Unlöslich erweist sich der Farbstoff in allen Lösungsmitteln, von denen die Lipochrome leicht aufgenommen werden (Aether, Schwefelkohlenstoff, Benzin, Xylol, Alkohol absol.).

Es muß bemerkt werden, daß ein im wesentlichen übereinstimmendes rotes Pigment sich auch im Integument (Hypodermis), sowie in der Hämolymphe und vor allem im Darm der sich zur Verpuppung anschickenden *Vanessa*-Raupen findet.

Die Farbe des in Wasser gelösten Farbstoffes schwankt in konzentrierten Lösungen zwischen Rubinrot und Bernsteingelb, in dünnen Lösungen zwischen lichtem Rosa und blassem Gelb. Die rubinrote Lösung hat eine leicht blaue Fluoreszenz; auf 40° erwärmt, verändert sie ihre Farbe plötzlich und wird sherrygelb. Doch kehrt die ursprüngliche Färbung beim Erkalten wieder, wenn auch weniger feurig.

Ein ähnlicher Farbenwechsel vollzieht sich auch beim Stehen der Farbstofflösung an der Luft. Es bildet sich eine rosa gefärbte untere und eine gelbe obere Schicht. Durch oxydierende Mittel (H_2O_2, Ferricyankalium, Chlorwasser) wird die rubinrote oder bernsteingelbe Lösung zuerst in eine grünlichgelbe verwandelt und dann ganz entfärbt. Reduzierende Mittel (Schwefelammonium) bewirken ein glänzend orangegelbes Kolorit. Durch oxydierende Stoffe kann der reduzierten Flüssigkeit wieder ihre ursprüngliche Farbe zurückgegeben werden. Reduktion und Oxydation erfolgen bei frischen Lösungen des Darmfarbstoffes sehr schnell, bei Schuppenfarbstoffauszügen langsamer. Im Sonnenlicht bleicht eine sherrygelbe Lösung im Laufe von Tagen zu Gelbgrün aus, wird also heller, während ebenso langes Erwärmen auf 56° C ihr ein dunkel-braunrotes Aussehen gibt. Bei jenem Bleichen sind hauptsächlich die blauen und grünen Strahlen beteiligt.

Gegen Fällungsmittel zeigt der Schuppenfarbstoff der Vanessen gewisse Differenzen gegenüber dem Verhalten des Darmpigmentes. Während dieses aus der wässerigen Lösung durch Alkohol sehr vollständig ausgefällt wird, ist dies bei jenem nur in geringem Grade der Fall. Der Niederschlag bleibt wasserlöslich; wird derselbe mit salzsaurem Alkohol behandelt, so färbt sich dieser, namentlich beim Erwärmen auf dem Wasserbade, bernsteingelb, während der entfärbte Niederschlag als voluminöser, schmutzig-lehmgelber Satz zurückbleibt. „Es scheint somit der rote (Darm-)Farbstoff an einen Körper gebunden zu sein, von dem er unter gewissen Bedingungen, hier durch HCl getrennt werden kann." Kleine Mengen von Mineralsäuren wirken ebenfalls fällend, und zwar erzeugt HCl einen roten, HNO_3 einen weißen Niederschlag, der beim Erhitzen der Lösung verschwindet und beim Erkalten wiederkehrt. Konzentrierte Lösungen der Neutralsalze [NaCl, $(NH_4)_2SO_4$, $MgSO_4$] fällen die Pigmente aus ihren wässerigen Lösungen. Sehr voluminöse Niederschläge geben die Salze der schweren Metalle. Basisch-essigsaures Blei fällt den Farbstoff momentan mit rotgelber Farbe. Quecksilberchlorid verursacht einen orangegelben Niederschlag, in dem sich beim Stehen braunrote Kristalle bilden.

$AgNO_3$ bewirkt einen leuchtend rotgelben Niederschlag, wobei die überstehende Flüssigkeit starke grüne Fluoreszenz zeigt. Mit Essigsäure und Ferrocyankalium entsteht ein Niederschlag, der zunächst rot aussieht; nach einiger Zeit tritt dann intensive Blaufärbung ein. Diese Blaufärbung erfolgt noch ausgesprochener, wenn statt Essigsäure HCl zugesetzt wird. Von Eiweißreaktionen ergab die Xanthoprotein- und Millonsche Reaktion ein positives Resultat. Wie schon erwähnt, bewirkt HNO_3 in verdünnter Pigmentlösung

einen weißen Niederschlag, der sich beim Erhitzen auflöst, um beim Erkalten mit gelber Farbe wieder zu erscheinen. Auf Zusatz von NH_3 wird der Niederschlag rotgelb. Mit einigen Tropfen MILLONschem Reagens entsteht sofort ein flockiger, zunächst ungefärbter Niederschlag. Beim Erhitzen färbt sich die Lösung rosenrot und setzt schließlich ziegelrote Flocken ab. Beim Ueberschichten von konzentrierter H_2SO_4 mit einer Schuppenfarbstofflösung von *Vanessa urticae* entsteht an der Berührungsstelle beider Flüssigkelten ein roter Ring, dem ein violetter und blauer folgen (ADAMKIEWICZsche Reaktion).

Wie schon erwähnt, ist der rote Vanessenfarbstoff wenigstens teilweise in Chloroform löslich. Wird eine solche lichtgelb gefärbte Lösung mit konzentrierter HNO_3 überschichtet, so bildet sich an der Berührungsstelle sofort ein gelbgrüner Ring, der nach kurzer Zeit in prachtvolles Grün übergeht. Der auf den grünen Ring folgende blaue Reif bleibt nur kurze Zeit sichtbar; er ist meist längst verschwunden, während der grüne und der dem blauen folgende rote noch lange zu erkennen sind, wenn auch ihre Intensität allmählich abnimmt und einer gleichmäßig gelben Färbung Platz macht (GMELINsche Gallenfarbstoffreaktion). In wässerigen Lösungen ist das Farbenspiel viel weniger schön. In alkoholischer Lösung verläuft die Reaktion sehr stürmisch, ist aber sehr farbenprächtig. Auf Zusatz von NH_3 zeigt eine solche schwache grüne Fluoreszenz, die durch Hinzufügen von Chlorzink verstärkt wird (ähnlich wie Urobilin). Im Zusammenhalt mit dem noch zu schildernden spektroskopischen Verhalten darf man daher wohl schließen, daß das rote Vanessenpigment den Gallenfarbstoffen nahesteht. Sehr bemerkenswert ist auch das starke Reduktionsvermögen. Aus FEHLINGscher Lösung wird Kupferoxydul, aus $AgNO_3 + NH_3$ ein Silberspiegel abgeschieden; die Phenylhydrazinprobe lieferte Osazonkristalle.

Die wässerige Lösung des roten Vanessenpigmentes hat die Eigenschaft einer schwachen Säure, sie rötet blaues Lackmuspapier und blaues Lackmoïdpapier. Mit den Metallen der alkalischen Erden Calcium und Baryum bildet der Farbstoff schön gefärbte und gut kristallisierte Salze, die sich als Sphäriten ausscheiden. Wird die Farbstofflösung mit $MgCO_3$ versetzt, so entwickeln sich reichlich Gasblasen (CO_2), doch entsteht kein kristallinischer Niederschlag.

Nach dem ganzen chemischen Verhalten läßt sich kaum zweifeln, daß es sich bei dem roten Vanessenfarbstoff um die Verbindung eines Eiweißkörpers mit einem den Gallenfarbstoffen nahestehenden Pigment handelt. Sein Verhalten gegen Lösungs- und Fällungsmittel, sowie das positive Ergebnis der Xanthoproteïn- und MILLONschen Reaktion lassen eine solche Schlußfolgerung unabweislich erscheinen. Der Umstand, daß sich der durch HNO_3 bewirkte Niederschlag beim Erwärmen löst, um beim Erkalten wiederzukehren, scheint darauf hinzuweisen, daß die Eiweißkomponente den Albumosen oder Histonen zugehört. Besonders ist auch für den Farbstoff charakteristisch, wie die Histone aus salzsaurer Lösung durch Ammoniak gefällt zu werden; gegen den Albumosencharakter scheint auch seine Fällbarkeit durch Kohlensäure zu sprechen. Die Salzfällungsverhältnisse sprechen andererseits wieder für die Albumosennatur. Während Histone schon durch verdünnte Salzlösungen niedergeschlagen werden, gelingt die Fällung

des Farbstoffes wie die der Albumosen erst durch konzentrierte Salzlösungen. Ferner werden Histone bei Zusatz von NaCl in der Hitze gefällt, während Lösungen des Vanessenpigmentes weder ohne noch mit Salzzusatz in der Hitze koagulierbar sind.

Sehr bemerkenswert ist die große Verwandtschaft des Farbstoffes zu Sauerstoff, die allerdings nur bei dem Haut-, Darm- und Exkrementpigment deutlich ausgeprägt erscheint. An das Hämoglobin erinnert auch sein Eisengehalt, der sich in der Bildung von Berlinerblau bei Zusatz von Ferrocyankalium und HCl verrät. Es verdient dieser Umstand um so mehr Beachtung, als Farbstoffe, welche der Hämatingruppe angehören, auch sonst bei Wirbellosen nachgewiesen sind (vgl. Biochem. Handlexikon, Bd. 6, 1911, p. 342ff.). Keinesfalls kann aber etwa an Hämoglobin gedacht werden, dagegen weist das positive Ergebnis der Gmelinschen Reaktion auf Beziehungen zu den Gallenfarbstoffen hin. Das spektrale Verhalten ergibt außerdem Beziehungen zum Urobilin. Der rote Farbstoff von *V. urticae* und *V. Io* zeigt im grünen bis ultravioletten Teil des Spektrums charakteristische Absorptionsbänder und zwar ein sehr deutliches breiteres Band im Blaugrün und drei schmälere weniger deutliche Bänder im Indigo und Violett, welche letztere sich aber nur photographisch nachweisen lassen. Durch Zusatz von NH_3 wird das Absorptionsband im Blaugrün erheblich schärfer begrenzt, während Säurezusatz dasselbe verbreitert und verwaschen macht. Nach Reduktion mit Ammoniumsulfid wird die Endabsorption größer, dagegen schwindet das Band im Blaugrün.

Wie die färbende Komponente des Blutfarbstoffes, so kann auch das rote Pigment der Vanessen durch salzsauren Alkohol von seinem Eiweißkörper geschieden werden. Der Farbstoff, der vorher wasserlöslich war, ist jetzt in Alkohol löslich geworden. Eine ähnliche Trennung scheint sich bei dem in den Schuppen des Schmetterlings abgelagerten roten und gelben Pigment zu vollziehen. „Wir sehen aus allen Reaktionen, wie in den Schuppen die Eiweißnatur der Pigmente zurücktritt und wie sich diese Farbstoffe gleichzeitig in ihrem Löslichkeits- bzw. in ihrem Fällungsverhältnis im Vergleich zum Darm- und Exkrementfarbstoff verändern."

Neben den in verschiedenen Nuancen rotgelben Schuppen der Vanessen tragen zur Zeichnung dieser Falter nicht minder dunkelbraune bis schwarze bei und es erhebt sich daher die Frage, ob und in welcher Beziehung das Vanessenrot zum schwarzbraunen Schuppenfarbstoff steht. Gelegentliche Beobachtungen, welche Gräfin Linden machte, legten den Gedanken nahe, daß schon im Darm der Puppe unter Umständen das rote Pigment in schwarzes übergeht; da es sich aber lediglich um ein Nebeneinandervorkommen handelte und eine direkte Umwandlung nicht beobachtet werden konnte, so blieb die Deutung des Befundes fraglich. Später gelang es aber durch Einleiten peptischer Verdauung in der Tat eine rote Farbstofflösung in eine dunkelbraune, an der Luft sich schwärzlich verfärbende Masse zu verwandeln und auf gleiche Weise denselben Farbenwechsel in den roten Schuppen der Grundfarbe eines *Vanessa urticae*-Flügels zu bewirken. „Diese schwarzbraunen Pigmente zeichnen sich, je älter sie sind, um so mehr durch Unlöslichkeit aus, und gleichen auch dadurch den auf natürlichem Wege entstandenen dunkeln Vanessenpigmenten. Ehe aber der chemische Nachweis erbracht ist, daß tatsächlich die

melanotischen Pigmente der Vanessen mit diesem auf künstlichem Wege aus dem roten Farbstoff gewonnenen schwarzbraunen Pigment identisch sind, kann natürlich nicht mit Bestimmtheit behauptet werden, auch bei dem lebenden Falter entstünde der schwarzbraune Farbstoff durch eine Zersetzung des roten, aber immerhin gewinnt diese Vermutung durch das Verdauungsexperiment an Wahrscheinlichkeit. Würde sie sich bewahrheiten, so müßte daraus gefolgert werden, daß auch normalerweise am Schlusse der Puppenruhe, wenn die melanotischen Pigmente auftreten, roter Farbstoff zerstört wird und ein schwarzbraun gefärbtes Oxydationsprodukt hinterläßt.“ Es liegt natürlich nahe, an das Wirksamwerden von Oxydasen nach Art der Tyrosinase zu denken. Nach Urech (388) verhält sich das an die gelben, zwischen den schwarzen Zentralflecken der Vorderflügeloberseite stehenden Schuppen gebundene Pigment von *Vanessa Io* (Normalform) anders, als das der schwärzlichbraunen Schuppen, welche bei der Aberratio *Iocaste* an die Stelle der gelben Schuppen der Normalform treten. Heißes Wasser extrahiert aus diesen letzteren eine weißliche, bei jenen schwierig eine krümelige honiggelb gefärbte Substanz. Wässeriges Ammoniak extrahiert aus den gelben Schuppen ebenfalls einen weißlichen Körper, aus den schwarzbraunen überhaupt nichts.

Auf die außerordentlich interessanten (genetischen) Beziehungen der roten Vanessenpigmente zum Chlorophyllfarbstoff der Raupennahrung wird später noch zurückzukommen sein.

5. Chlorophylloïde Insektenfarbstoffe.

Nach der Ansicht von Poulton (294, 295) sollen alle grünen Insektenlarven ihre Farbe dem Chlorophyll ihrer Nahrung verdanken und ebenso fast alle gelben dem Xanthophyll. Schon Meldola (247) hatte Gründe dafür geltend gemacht, daß Chlorophyll die grüne Raupenfarbe veranlaßt und wies auch auf die Zweckmäßigkeit der Tatsache hin, daß das Integument solcher Larven durchsichtig geblieben ist und die grüne Pflanzenfarbe durchschimmern läßt, indem auf diese Weise die vollkommenste Uebereinstimmung zwischen Raupe und Futterpflanze und daher auch der beste Schutz erzielt werde. So sind die Räupchen von gewissen *Nepticula*-Arten grün und sind so innerhalb der im Blattparenchym ausgegrabenen Gänge vortrefflich geschützt. Es handelt sich aber in solchen Fällen nicht etwa nur um ein Durchschimmern der grünen Inhaltsmassen des Verdauungskanales, sondern um eine wirkliche Aufnahme und teilweise Modifikation (chemische Umwandlung) des Farbstoffes in der Leibesflüssigkeit (Hämolymphe) des Tieres, wie namentlich Poulton gezeigt hat. Komprimiert man partiell eine nicht zu dicke grüne *Noctua*-Raupe (bei vielen Arten besteht Dimorphismus in der Art, daß braune und grüne Individuen, sowie Zwischenformen gefunden werden), so erscheint die gedrückte Stelle blaßgelblich, während der übrige Teil des Körpers infolge der Stauung des Körperinhaltes nur um so dunkler grün wird. Daß es sich hier vor allem um Verdrängung resp. Stauung der Blutflüssigkeit (Hämolymphe) handelt, ergibt sich ganz klar aus der Untersuchung dieser selbst und aus der Entfärbung verbluteter Raupen. Bei braunen Raupen der gleichen Art ist der Erfolg einer partiellen Kompression viel geringfügiger, da hier die Färbung im Integument selbst (Cuticula) ihren Sitz

hat, das Blut aber farblos oder nur blaßgelblich erscheint. Komprimiert man eine bräunlichgrün gefärbte Zwischenform, so prägt sich die grüne Blutfarbe besonders an den pigmentlosen Teilen des Raupenkörpers (Unterseite und Haftfüße) aus. Ein Farbenwechsel zwischen Grün und Braun kommt auch bei einer und derselben Raupe im Verlaufe ihrer Entwicklung vor und ist dann an das Eintreten einer Häutung geknüpft (so bei *Phlogophora meticulosa*). Dabei kann mit dem Verschwinden des Grün eine gleichzeitige Entfärbung des Blutes verknüpft sein oder es kann die grüne Färbung des letzeren nur verdeckt sein durch eine starke Pigmententwicklung in der Haut. Letzterenfalls kann dann die grüne Farbe als vorteilhaft im Puppenstadium wieder hervortreten, wie z. B. bei *Ennomos angularia.* Hier ist die Raupe den Zweigen der Ulme ähnlich dunkelbraun gefärbt, während die Puppe lose eingesponnen und leicht sichtbar zwischen grünen Blättern liegt. Schon vor der Verpuppung schwindet das braune Pigment und sowohl die Raupe wie die Puppe erscheinen in grünem Gewande. In manchen Fällen färbt sich im Laufe der Entwicklung das anfangs grüne Blut bräunlich und unterstützt so oder bedingt auch allein die dunkle Färbung der Haut. So erscheint die junge Raupe von *Chaerocampa Elpenor* grün, um im Beginn des fünften Stadiums braun zu werden. Das Puppenblut fand Poulton hier rotbraun gefärbt. Die offenbare Beziehung zwischen der braunen und ursprünglich grünen Blutfarbe tritt in diesem Falle deutlich hervor bei der spektroskopischen Untersuchung, wobei die später zu beschreibenden charakteristischen Spektra des modifizierten Chlorophylls resp. Xanthophylls auch in dem braunen Blute noch deutlich hervortreten. Bisweilen wird, wie es scheint, das von den Futterpflanzen herstammende Pigment in der Haut selbst abgelagert (Hypodermis) und bleibt dann diese auch nach Entfernung des Blutes grün (so bei der Raupe von *Smerinthus ocellatus*).

Bei *Papilio Machaon* wird nach Poulton das aus der Pflanzennahrung stammende Pigment sogar in der eigentlichen Chitincuticula der Puppe abgelagert. Nicht selten ist die grüne Farbe der Raupen auch bedingt durch das Durchschimmern des lebhaft spangrünen Fettkörpers durch die an sich farblose Haut, wobei, wie ich mich in einem Falle selbst überzeugt habe, das Blut intensiv gelb gefärbt sein kann. Für die Pflanzenpigmente ist es charakteristisch, daß sie durch Alkohol ausgezogen und, sofern sie in der Haut selbst abgelagert erscheinen, beim Aufblasen und Trocknen der Raupen alsbald verblassen, während die spezifischen Hautpigmente in beiden Fällen unverändert bleiben. Die grünen Raupen von *Sphinx ligustri, ocellatus* u. a. färben sich vor der Verpuppung oben braun durch Ablagerung von dunklem Pigment in der Haut; das Blut selbst bleibt grün und erscheint auch in der Puppe grün. Bei der Raupe von *Dicranura vinula* tritt vor der Verpuppung ebenfalls eine Braunfärbung ein, hier ist dieselbe aber umgekehrt durch eine braune Verfärbung des ursprünglich günen Blutes selbst bedingt.

Nicht selten erscheinen auch die Eier von Schmetterlingen grün gefärbt (*Smerinthus ocellatus*, *populi*, *tiliae*, *Sphinx ligustri*, *Ennomos angularia*) und da auch das Blut der Puppen in allen solchen Fällen grün erscheint, so liegt der Gedanke nahe, daß das grüne Pigment der Eier bzw. auch das der frisch ausgeschlüpften jungen Räupchen zum Teil schon von der vorigen Generation herstammt. Die meist

gelbgrün gefärbten Eier scheinen ihre Farbe nach Poulton vorzugsweise dem Xanthophyll zu verdanken und ebenso sind die jungen Räupchen gelbgrün. Aus ihnen sowohl wie aus den Eiern konnte Poulton mittels Alkohols Xanthophyll extrahieren.

Den Nachweis der Identität oder doch Verwandtschaft der grünen und gelben Blutpigmente gewisser Raupen mit Pflanzenfarbstoffen der Nahrung (Chloro- und Xanthophyll) suchte Poulton hauptsächlich durch spektroskopische Untersuchung zu führen.

Schon Mac Munn (235—238) hat angegeben, daß bei Anwendung von konzentriertem Sonnenlicht das von der Haut der Raupe von *Pieris rapae* zurückgeworfene Licht mit dem Mikrospektroskop untersucht ein Absorptionsband im Rot erkennen läßt, welches dem des Chlorophylls ähnelt, führt aber auch an, daß die Erscheinung verschwindet, wenn zuvor das Darmrohr entfernt wurde. Poulton untersuchte das Blut und zwar untermischt mit Darminhalt bei einer großen Zahl von Schmetterlingsraupen und Puppen, indem er es in ein Glasröhrchen aufsog, in welchem es sich vor Berührung mit Luft geschützt lange unverändert erhält. In allen Fällen fand sich ein charakteristisches dunkles Absorptionsband zwischen B und C, eine schwächere diffuse Absorption, entsprechend dem zweiten Absorptionsband des Chlorophylls, lag meist in dem Raum zwischen C und über D hinaus (Fig. 1, 3). Rechts von D zeigte sich (Blut der Puppe von *Pygaera Bucephalus*) die Andeutung eines 2. Absorptionsstreifens (entsprechend dem 3. Absorptionsband des Chlorophylls). Etwa zwischen b bis über F hinaus findet sich im letzterwähnten Falle ein drittes breites Absorptionsband und endlich erscheint das violette Ende absorbiert. Ein sehr charakteristisches Spektrum (Xanthophyll) lieferte das grünlichgelbe Blut der Puppe von *Sphinx ligustri* in 3 mm dicker Schicht. Am roten Ende kaum ausgeprägt, ist die Absorption in der blauvioletten Hälfte des Spektrums außerordentlich auffallend. Bei einer Schichtdicke von 35 mm gleicht das Spektrum (Fig. 1, 2) im roten Teil sehr dem des Blutes von *Pygaera Bucephalus*, das violette Ende ist dann völlig absorbiert (von b bis zum Ende). Vergleicht man die Spektra der beistehenden Figur miteinander, so tritt die Uebereinstimmung der Blutspektra mit dem normalen Chlorophyllspektrum ganz deutlich und in überzeugender Weise hervor. Differenzen machen sich am roten Ende in dem Sinne bemerkbar, daß an Stelle des distinkten 2. und 3. Absorptionsbandes des Chlorophylls eine diffuse Absorption getreten ist, in der sich nur der 3. Streifen bisweilen angedeutet findet. Auch das Xanthophyllspektrum des Raupen-(Puppen-)Blutes stimmt nicht ganz mit dem von Sorby (Proc. Roy. Soc. London, Vol. 21, No. 146, p. 442) abgebildeten Xanthophyllspektrum überein. Das Auftreten eines 3. Absorptionsbandes im Blutspektrum, die verschiedene Dicke des 2. Bandes und die völlige Absorption des violetten Endes sind hier hervorzuheben. Man wird dies kaum verwunderlich finden können, wenn man berücksichtigt, daß das Chloro- (resp. Xantho-)phyll im Raupen- und Puppenblute nicht wirklich ganz unverändert, sondern ohne jeden Zweifel modifiziert vorkommt. Dies prägt sich schon in der größeren Beständigkeit des im Blute gelösten Farbstoffes gegen Lichtwirkung aus, im Vergleich zu sonstigen, künstlich hergestellten Chlorophyllösungen, und auch der Fortbestand des Pigmentes in der Puppe und sogar in den Eiern der nächsten Generation spricht in

gleichem Sinne. POULTON hält es für wahrscheinlich, daß die Pflanzenfarbstoffe im Tierkörper mit Eiweißkörpern in Verbindung treten. Versucht man durch die üblichen Lösungsmittel das Chlorophyll von seinem (Eiweiß-?)Substrat zu trennen (z. B. Behandlung mit Alkohol), so erweist es sich als äußerst wenig widerstandsfähig und es ist beispielsweis unmöglich durch Alkoholbehandlung des grünen Raupenblutes eine grüne Lösung zu erhalten, wie es mit jedem grünen Pflanzenteil gelingt. Immer erhält man dann nur eine gelbe Lösung von Xanthophyll. POULTON hat dieser abweichenden Eigenschaften wegen vorgeschlagen, das Chlorophyll des Raupenblutes als „Metachlorophyll" zu bezeichnen.

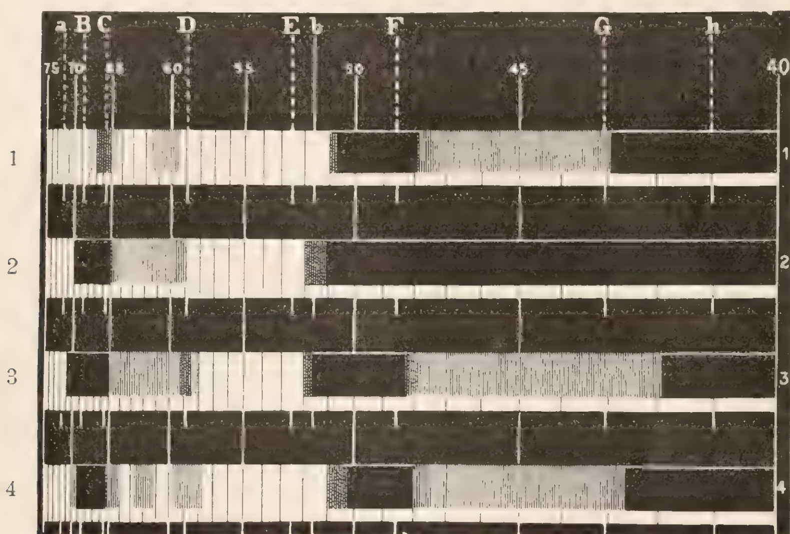


Fig. 1. 1 Spektrum des Raupenblutes von *Pygaera meticulosa*. Schichtdicke 75 mm. Sonnenlicht. 2 Spektrum des Puppenblutes von *Sphynx ligustri*. 35 mm Schichtdicke. 3 Spektrum des Puppenblutes von *Pygaera Bucephalus*. 4 Chlorophyllspektrum. (Nach POULTON.)

In letzter Zeit hat KURT GEYER (125) die Hämolymphe verschiedener Schmetterlingsraupen und Puppen sehr eingehend und unter Zuhilfenahme aller modernen Mittel spektroskopisch untersucht. Seine Befunde stimmen mit denen POULTONS völlig überein. Auch er findet in grüner Hämolymphe stets den für die Anwesenheit von Chlorophyll charakteristischen ersten Streifen im Rot (das sogenannte BREWSTERsche Band), der sich stets am längsten hält und selbst dann noch deutlich zu erkennen ist, wenn alle anderen Bänder etwa durch zu geringe Konzentration oder nach Einwirkung mancher Lösungsmittel verschwunden sind. Auch das Band im Orange, welches GEYER nur bei *Lim. monacha* sah, konstatierte bereits POULTON bei *Pygaera meticulosa* und *bucephala*. Der Versuch, den Farbstoff analog wie bei Pflanzen durch Aether auszuziehen, glückte nicht. Es bildete sich dann immer (durch Ausfällung von Eiweißkörpern) ein dickes Koagulum, welches das eigentliche Grün einschließt, während sich der Aether leuchtend gelbgrün färbt. Auch dies Verhalten war POULTON schon bekannt. „Zieht man Vergleiche zwischen den Spektren pflanz-

licher Extrakte und denen der Hämolymphen, so ist der Schluß wohl gerechtfertigt, daß es sich in der grünen Hämolymphe, wenn auch nicht um unverändertes Chlorophyll selbst, so doch wenigstens um ein Chlorophyllderivat handelt, das ein nur ganz schwach verändertes Chlorophyll repräsentiert. Mit keinem der Willstätterschen Abbauprodukte ließ es sich annähernd vergleichen." In der gelben Hämolymphe handelt es sich dagegen lediglich um die „gelben Begleiter des Chlorophylls", wie Willstätter (413a) die Xanthophylle treffend bezeichnet. „Während in der grünen Hämolymphe eigentliches schwach verändertes Chlorophyll, Allochlorophyll und Xanthophylle existieren, sind in der gelben Hämolymphe nur Xanthophylle vorhanden" (Geyer). Der Einwand, daß das typische Brewstersche Chlorophyllband auch davon herrühren könnte, daß Chlorophyllteilchen aus der im Darm der Raupen enthaltenen Nahrung zufällig in die Hämolymphen gelangt sind, widerlegte Geyer dadurch, daß er das durch Abschneiden der Afterfüße von Nonnenweibchenraupen gewonnene intensiv grüne Blut durch Bakterienfilter filtrierte und so feststellte, daß der grüne Farbstoff in freier Lösung existiert. Der Versuch zeigte außerdem, daß das Pigment (wie das pflanzliche Chlorophyll) in Kochsalz (0,85-proz.) löslich ist. Extrahiert man gepulverte trockene Spinatblätter mit wässeriger Kochsalzlösung, so erhält man eine dunkel-olivengrüne bis braune Lösung. Ob hier eine ähnliche Wandlung eintritt wie bei den im Winter sich bräunenden Nadelhölzern, bei denen nach Strasburger „das in den Chloroplasten enthaltene Chlorophyllgrün sich in einen braungrünen Körper verwandelt, aus welchem sich im nächsten Frühjahr das Chlorophyllgrün wieder regeneriert", bleibt fraglich. Jedenfalls ergab die spektroskopische Untersuchung außer dem Brewsterschen Band kein weiteres.

Die Beziehung des „Metachlorophylls" zum Chlorophyll der Futterpflanze ergibt sich in sehr schlagender Weise aus dem gelungenen Versuch Poultons (294, 295), eine normal grüngefärbte Raupenspecies durch Verabreichung chlorophyllfreier Nahrung zu entfärben. Die eben ausgeschlüpften Räupchen von *Tryphaena pronuba* wurden teils mit den etiolierten gelben Blättern aus dem Innern von Kohlköpfen, teils mit den farblosen (weißen) Mittelrippen derselben und endlich mit den tiefgrünen äußeren Blättern gefüttert. Alle wurden dann unter ganz gleichen Bedingungen im Dunkeln gehalten, um eine etwaige Umwandlung des Etiolins in Chlorophyll zu verhüten. Es ergab sich, daß alle mit den gänzlich pigmentfreien Mittelrippen etiolierter Blätter gefütterten Raupen farblos weiß blieben, während diejenigen, welche etiolinhaltige Blattspreiten gefressen hatten, in verschiedenem Grade grün oder braun wurden und sich vielfach von solchen, die mit grünen Blättern gefüttert waren, nicht merklich unterschieden. Poulton schließt hieraus, daß im Raupenkörper aus Etiolin sowohl grünes Pigment (Metachlorophyll) wie auch braunes entstehen kann, welches ins Blut gelangt und die betreffende Grundfarbe bedingt. (Man vgl. die schönen farbigen Abbildungen bei Poulton, l. c.) Als wahrscheinliche Stätte dieses Umwandlungsprozesses bezeichnet er den Darmkanal, in welchem sich sowohl bei Fütterung mit Etiolin, wie mit Chlorophyll eine grünliche Flüssigkeit findet. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß es nicht gelingt, die farblosen vom Ei ab mit Mittelrippen ernährten Räupchen grün zu

färben, wenn sie später grüne Blätter fressen. Es scheint daher, als ob die Fähigkeit, Pflanzenpigmente in „Metachlorophyll" umzuwandeln, verloren geht, wenn die Raupen vom Ei ab längere Zeit pigmentfreie Nahrung zu sich nehmen (? B.). Sie bleiben unter diesen Umständen überhaupt im Wachstum zurück und sterben in einem gewissen Stadium, so daß die Vermutung entsteht, daß der Pigmentmangel nicht sowohl durch das Fehlen der Pflanzenfarbstoffe in der Nahrung, als vielmehr dadurch bedingt ist, daß infolge der ungeeigneten Nahrung die Raupen in einen pathologischen Zustand geraten und Pigment überhaupt nicht bilden können. POULTON macht gegen eine solche Auffassung den Umstand geltend, daß einzelne Raupen demungeachtet anscheinend ganz normal heranwachsen; die geringere Größe in den meisten Fällen will er auf ungenügende Ernährung beziehen, indem die jungen Räupchen die mit dicker Epidermis versehene Mittelrippe nur von einer Schnittfläche her anzugreifen vermögen.

Aehnlich wie bei vielen Raupen und anderen Insektenlarven scheinen die Dinge auch bei Blattläusen (Aphiden) zu liegen. Bekanntlich sind viele Arten durch ihre schöne blattgrüne Farbe ausgezeichnet, die hauptsächlich durch das Durchschimmern der grünen Hämolymphe bedingt zu sein scheint. Nach Angabe von MACCHIATI (234) soll nun diese Grünfärbung durch das Chlorophyll bedingt sein. Interessanterweise fand PRZIBRAM (306—308) Blattläuse, welche er auf etiolierten Pflanzen (Zwiebeln) im Dunkeln gezogen hatte, meist blaßgelb (ähnlich dem Etiolin) gefärbt, doch hatten manche Individuen auch vollständig grüne Färbung angenommen (ähnlich wie die mit Etiolin gefütterten Räupchen von *Tryphaena*). Ob man daraus den Schluß ziehen darf, daß hier im Blattlauskörper aus Etiolin auch bei Ausschluß von Licht wirklich Chlorophyll gebildet wurde, erscheint um so zweifelhafter, als es nicht einmal als völlig sicher gelten kann, daß solches überhaupt der Grünfärbung im gegebenen Falle zugrunde liegt. So vermißte VILLARD (395) bei Blattläusen (die Methode der Untersuchung ist nicht angegeben) Absorptionsbänder im Spektrum.

Wenn es nach den mitgeteilten Erfahrungen und Experimenten als ziemlich sicher gelten kann, daß die grüne (resp. gelbe) Schutzfärbung vieler Insektenlarven durch ein in der Hämolymphe gelöstes grünes (resp. gelbes) Pigment bedingt wird, welches aus dem Chlorophyll der Nahrung herstammt, so bleiben doch gewisse feinere Anpassungserscheinungen, wie insbesondere die Fälle, wo Raupen je nach der Nährpflanze der jeweiligen Farbe derselben entsprechend gefärbt sind, zunächst noch unerklärt. Doch kann auf diesen Punkt erst später näher eingegangen werden.

Was sonst über das Vorkommen grüner chlorophylloïder Farbstoffe der Insekten bisher bekannt geworden ist, ist recht dürftig. Nachdem zuerst POCKLINGTON (291) das Vorkommen von Chlorophyll in dem metallischgrünen Integument von *Lytta vesicatoria* (Canthariden) behauptet hatte, wurde diese Angabe sowohl von MAC MUNN (l. c.), wie auch etwa gleichzeitig von TSCHIRCH (377a) bestätigt. Der erstere extrahierte die sorgfältig gewaschenen und getrockneten Flügeldecken von 800 Käfern 3 Wochen lang im Dunkeln mit einem Gemisch von Alkohol und Aether. Die abfiltrierte Flüssigkeit war schwach grün und zeigte rote Fluoreszenz. Bei spektroskopischer Prüfung der entsprechend eingeengten Lösung ließen sich die charakteristischen Absorptionsstreifen des Chlorophylls nachweisen,

besonders wenn die Lösung völlig zur Trockne eingedampft und der Rückstand dann mit Alkohol aufgenommen wurde. Ein in ähnlicher Weise hergestellter Auszug aus ganzen Käfern ergab eine stärker grün gefärbte Lösung, sonst aber das gleiche Resultat, wie ein Extrakt der Flügeldecken allein. Er glaubt, daß dieses Chlorophyll das Produkt einer „Synthese" sei, und vermutet, daß es die Schutzfarbe vermittle. Auch Tschirch (l. c.) will sich „mit Bestimmtheit" von dem Vorhandensein von Chlorophyll in den Canthariden überzeugt haben. Es ist aus seiner kurzen Bemerkung nicht zu ersehen, ob er nur die Flügel oder ganze Tiere benutzte. Er fand den alkoholischen Auszug niemals reingrün. MacMunn gibt ohne weiteres zu, daß die glänzende metallischgrüne Farbe nicht allein auf das grüne Pigment zu beziehen ist, sondern zum Teil Strukturfarbe sei, und führt zur Unterstützung dieser Ansicht an, daß die Flügeloberfläche mit kleinen Höckern besetzt sei. Ich glaube, daß es für jeden, der sich etwas näher mit den Insektenfarben beschäftigt hat, von vornherein keinem Zweifel unterworfen sein kann, daß die so ausgeprägte Schillerfarbe der spanischen Fliegen nichts mit Chlorophyll zu tun haben kann, sondern daß die erwähnten Befunde auf Beimengung von Nahrungschlorophyll beruhen (vielleicht aus der Hämolymphe der Tiere stammend?). Die oben erwähnten Befunde Poultons an Raupen und Puppen, sowie die bekannten Erfahrungen über das Vorkommen von aus der Nahrung stammendem Chlorophyll in der Leber zahlreicher Mollusken („Hepatochlorophyll") scheinen entschieden zugunsten einer solchen Vermutung zu sprechen. Die sehr geringen Mengen von Farbstoff bei der Verarbeitung der isolierten Flügeldecken liefern dafür ein weiteres Zeugnis. So ist es denn auch Chantard (39) nicht gelungen, aus Flügeln der Canthariden Chlorophyll darzustellen. Er macht darauf aufmerksam, daß das Chlorophyll dem Verdauungsprozeß widersteht und sich massenhaft in den Exkrementen findet.

Meine eigenen Beobachtungen sprechen ganz entschieden gegen jede Mitbeteiligung von Chlorophyll oder auch nur einer chlorophyllähnlichen Substanz bei der grünen Färbung der Canthariden (23). Ich fand, daß die Farbe der Flügeldecken durch Kochen mit Wasser eine Aenderung nach dem Gelbgrün hin erleidet, ohne sich übrigens wesentlich zu ändern. Dagegen tritt eine bemerkenswerte Farbenänderung ein, wenn man die trockenen Flügeldecken längere Zeit in Alkohol aufbewahrt. Das Grün verwandelt sich dabei allmählich in eine Goldbronzefarbe, die aber beim Trocknen wieder dem ursprünglichen lebhaften Grün Platz macht. Der Alkohol nimmt keine merkliche Farbe an. Daraus geht hervor, daß es sich hier nicht um die Zerstörung oder Umwandlung eines Pigmentes handelt, auch nicht darum, daß durch die bloße Berührung mit Alkohol die optischen Verhältnisse sofort geändert werden, denn zunächst bleibt das metallische Grün erhalten, sondern es hängt der Farbenumschlag offenbar von der vollständigen Imbibition der Flügeldecken mit Alkohol ab. Das Grün ist demnach im gegebenen Falle sicher an gewisse Strukturverhältnisse des Flügels gebunden, es ist eine typische Strukturfarbe. Kocht man eine Flügeldecke mit HCl, so wird sie rasch bronzefarbig. Nach Auswaschen mit Wasser und Alkohol getrocknet, erscheint sie schön violettblau. Durch Befeuchten mit Alkohol kann

man aber jederzeit das Grün wieder hervorrufen. Mit verdünnter HNO_3 gekocht, werden die Flügeldecken zum Teil entfärbt und erscheinen dann in geeignetem Stadium gelblich mit schön hellblauem Oberflächenschiller.

Wenn in dem eben besprochenen Fall das Vorhandensein von Chlorophyll als wirkliches Hautpigment wohl als ausgeschlossen gelten darf, so ließe sich bei manchen grünen Heuschrecken schon der ganzen äußeren Erscheinung nach viel eher an etwas derartiges denken. Veranlaßt durch eine Mitteilung von Leydig über das zur Herbstzeit eintretende Vergilben und Rotwerden der Tiere, versuchte Krukenberg (196, 197) der Frage nach der Natur und Herkunft des grünen Pigmentes näher zu treten. Er konnte zeigen, „daß das Kolorit der gemeinen grünen Feldheuschrecken der Effekt mehrerer, durch Lösungsmittel trennbarer Pigmente ist; behandelt man nämlich die grünen, mehr oder weniger bräunlichen Tiere mit Aether, so färbt sich dieser gelb, und die Heuschrecken werden cochenillerot. Erwärmt man sie mit Alkohol oder Wasser, so geht der mehr oberflächlich abgelagerte, olivengrüne Farbstoff zuerst in Lösung, und die Tiere werden wie nach Aetherbehandlung rot. Dieses Rotwerden beruht nicht auf einer Umwandlung des gelblichgrünen Farbstoffes in einen roten, sondern lediglich darauf, daß ersterer durch das Lösungsmittel ausgezogen und dadurch das verdeckt gewesene Rot sichtbar wird.“ Nach Krukenberg sollen beide Farbstoffe beim Erhitzen der Tiere in einem Thermostaten gleichzeitig verschwinden, aber erst bei einer Temperatur, welche die Gewebe verkohlen macht (! B.). Dagegen soll der Verdampfungsrückstand des Aetherauszuges ohne Zersetzung seines Pigmentes über freiem Feuer zum Schmelzen gebracht werden können. Daß es nicht der grüne Farbstoff ist, der unter den oben erwähnten Bedingungen in den roten übergeht, ergibt sich besonders deutlich aus dem Verhalten von *Locusta viridissima*. „Hier bemerkt man unter der grün gefärbten Schicht der Flügel, der Beine und der übrigen Körperoberfläche nur stellenweise rote Fleckchen; einige Felder der äußeren chitinösen Hülle sind ausschließlich grün tingiert. Erwärmt man Stücke dieser Heuschrecke mit Alkohol oder Wasser oder extrahiert man mit Aether, so geht zwar auch die grüne Färbung verloren, aber die mehr oder weniger zirkumskripte Rötung erscheint alsdann nur an den Punkten, welche man schon vor der Behandlung unter der grünen Decke an ihrer roten Farbe erkannte. Noch besser lassen sich diese Kontrollversuche an *Mirbius viridis* ausführen, dessen grünes Pigment sowohl spektroskopisch als auch in den damit angestellten chemischen Reaktionen mit dem grünen Heuschreckenfarbstoff durchaus übereinstimmt.“ (Krukenberg.)

Das Aetherextrakt des grünen Heuschreckenfarbstoffes löst sich nach Krukenberg in verdünnten Alkalien mit dunkelgelber Farbe auf und wird durch HNO_3 in der Kälte anfangs grün, später völlig entfärbt. Tränkt man einen Papierstreifen mit dem stark gefärbten Aetherextrakt und exponiert ihn trocken zur Hälfte dem direkten Sonnenlicht, während die andere Hälfte dunkel gehalten wird, so erkennt man schon nach kaum 10—20 Minuten, daß in der belichteten Hälfte der mit Grün vermischte orangegelbe Farbenton des Aetherextraktes teilweise zerstört ist. Soweit das Papier belichtet wurde, ist es schmutziggrün geworden, während die verdunkelte Hälfte ihre ursprüngliche Farbe bewahrt hat. Nach 1—2-stündiger Belichtung

werden bei intensiver Färbung des Papieres die Unterschiede sehr auffällig, doch gelingt es nicht, durch mehrtägige Belichtung auch das Grün zum Verschwinden zu bringen. Ob man hieraus, wie Krukenberg will, den Schluß ziehen darf, daß in dem Aetherextrakt zwei verschiedene Farbstoffe gemischt vorliegen, erscheint wohl mehr als fraglich. Absorptionsbänder zeigt das Spektrum des ätherischen Auszuges von den gemeinen grünen Grashüpfern ebensowenig wie von *Locusta viridissima* oder wie das der alkoholischen Lösung des *Mirbius*-Grünes. Krukenberg schließt daraus, daß es sich nicht um einen chlorophyllähnlichen Körper handelt.

Zu einer wesentlich verschiedenen Ansicht gelangten Becquerel und Brogniart (16), welche Orthopteren aus der Familie der Phasmiden (Gespenstheuschrecken, wandelnde Blätter) untersuchten. Ganz junge Exemplare von *Phyllium pulchrifolium* aus Java sind blutrot gefärbt, sie werden sehr bald gelb und nach einigen Tagen, während sie begierig Pflanzennahrung (*Psidium pyriferum*) aufgenommen haben, grün; mit jeder neuen Häutung verstärkt sich diese Färbung. In diesen späteren Stadien erscheinen Exemplare von *Phyllium crurifolium* (Seychellen) prachtvoll blattgrün gefärbt, und es läßt sich zeigen, daß sich der Farbstoff in der Hypodermis abgelagert findet. Zwischen den großen rundlichen chitinogenen Zellen finden sich im Bindegewebe („tissu conjonctif") zahllose kleine, intensiv grüne Körnchen, welche sich in bezug auf ihr Absorptionsvermögen durchaus wie Chlorophyll verhalten. Wenn die lebenden Tiere bei möglichst starker Beleuchtung vor den Spalt eines Spektroskopes gebracht wurden, ließen sich außer einem besonders dunklen Absorptionsband im Rot (in der Nähe der Linie B) noch drei schwächere Bänder erkennen. Das äußerste Rot erscheint am stärksten bis etwa zu einer Wellenlänge von λ 730 absorbiert, ein sehr dunkles Band umfaßt dann das Gebiet λ 697—665 mit dem Maximum bei 682. Die drei schwächeren Bänder liegen bei λ 582—576, λ 549—542 und λ 546—509, ein weiterer sehr schwacher Absorptionsstreifen liegt zwischen λ 496—490. Im wesentlichen besteht Uebereinstimmung der Absorptionserscheinungen mit denen, welche alkoholische Lösungen von Chlorophyll darbieten, und noch mehr mit jenen lebender durchleuchteter grüner Blätter. Leider haben die genannten Autoren über das Verhalten von Lösungen des *Phyllium*-Farbstoffes keinerlei Angaben gemacht.

Es soll an dieser Stelle nicht unerwähnt bleiben, daß Schleip (327) bei *Dixippus morosus* (Phasmidae), einer Form, die in vielen Färbungsvarietäten auftritt (mit Ausnahme der grünen Varietät), einen charakteristischen Farbenwechsel festgestellt hat, der sehr schnell stattfinden kann. Es sind grüne, graue, gelbrote oder braune Pigmentkörnchen in der Hypodermis eingelagert. Der Farbenwechsel soll auf einer Wanderung des Pigmentes innerhalb der Hypodermiszellen beruhen. Formveränderliche Chromatophoren gibt es nicht. Der Farbenwechsel verläuft periodisch (nachts dunkel, tagsüber hell). Beleuchtung während der Nacht bewirkt Hellwerden der Tiere. Verdunkelung am Tage hat meistens keinen Erfolg. Bei dieser Periodizität ist Nachwirkung der periodischen Reize deutlich zu beobachten. Bei dauernd im Dunkeln gehaltenen Tieren verschwindet der Hellzustand erst allmählich im Laufe von Wochen, und umgekehrt tritt bei dauernder Belichtung ein fortwährender Hellzustand ein.

1903 hat Villard (395) eine kurze Mitteilung veröffentlicht, der zufolge *Oedipoda parapleura* einen grünen Farbstoff enthält, der optisch mit dem Chlorophyll übereinstimmt. Alkoholische Lösungen zeigten einen Absorptionsstreifen im Rot, der sich bei Zusatz von Säuren, Basen oder reduzierenden Mitteln lange unverändert erhält, was Chantard als besonders charakteristisch für Chlorophyll bezeichnet. Bei *Locusta viridissima* konnte Villard ein solches chlorophylloides Pigment nicht nachweisen. Das Spektrum zeigte keine Absorptionsbänder. Er will dies damit in Zusammenhang bringen, daß *Oedipoda* sich ausschließlich von Pflanzenkost ernährt, während *Locusta* vorwiegend oder ausschließlich als Raubtier lebt (? B.).

Später kam Podiapolsky (292) bezüglich des grünen Pigmentes der Locustiden (*L. viridissima*) zu einem anderen Resultate. Er untersuchte Extrakte der Flügel von 200 Exemplaren von *L. viridissima.* Der alkoholische grüne Auszug aus den Oberflügeln wurde abgegossen, dieselben fein zerschnitten, verrieben und abgepreßt. Der grüne Extrakt aus Reibschale und Presse wurde dem früheren Auszug beigemischt und mit Barytwasser gefällt. Der sorgfältig ausgewaschene Niederschlag wurde wieder mit Alkohol behandelt und filtriert. In Lösung ging dabei ein goldgelbes Pigment, das sich anscheinend nicht vom pflanzlichen Xanthophyll unterschied. Auf dem Filter verblieb ein grüner Niederschlag, der in schwacher Kalilauge löslich war. Das zum Vergleich benutzte pflanzliche Chlorophyll wurde aus Akazienblättern bereitet. Der grüne alkoholische Flügelauszug, mit Benzin gemischt, scheidet sich wie eine Chlorophyllösung in eine grüne Benzin- und eine alkoholische gelbe Schicht.

Unter Leitung von Timiriazew untersuchte Podiapolsky das spektroskopische Verhalten des grünen alkoholischen Auszuges der Flügel der Laubheuschrecken und fand an gleicher Stelle, wie im Blätterextrakt (zwischen B und C) ein charakteristisches Absorptionsband, welches bei Untersuchung der ganzen Flügel etwas nach links verschoben war. Andere Chlorophyllbänder konnten bei der Schwäche der Lösungen nicht wahrgenommen werden; andererseits wurden bei den ungefähr gleich schwachen Lösungen aus Akazienblättern auch keine anderen Bänder beobachtet. Der blaue Teil des Spektrums ergab in beiden Fällen eine diffuse Absorption.

Wenn man die vorstehenden Beobachtungen kritisch betrachtet, so darf man sich nicht verhehlen, daß die Identifizierung zweier Farbstoffe lediglich auf Grund ihres optischen Verhaltens (Absorptionsspektrum) nicht angängig ist, und Podiapolsky selbst ist sich des Trügerischen einer solchen Schlußfolgerung wohl bewußt. Auf Grund unserer heute so sehr vertieften Kenntnisse des Chlorophylls erscheint eine eingehende chemische Untersuchung des grünen Orthopterenpigmentes zur Entscheidung der Frage ganz unerläßlich. Wie sehr hier Vorsicht geboten erscheint, ergibt sich am besten aus den Untersuchungen Przibrams (306—311) über die Färbung der Mantiden, welche ein völlig eindeutiges Resultat zugunsten der Unabhängigkeit der grünen Färbung von der Aufnahme chlorophyllhaltiger Nahrung ergaben, indem Gottesanbeterinnen, mit Fleisch gefüttert und auch im Dunkeln gezogen, grüne Exemplare ergaben. Die Untersuchung der Blutfarbe ergab, daß diese auch bei braunen Heuschrecken grün sein kann, und verschiedene Arten wiesen sehr charakteristische, von Blatt-

grün entfernte Farbtöne auf. So zeigte *Locusta viridissima* kanariengelbes Blut, die ägyptische Wanderheuschrecke (*Acridium aegyptium*) steingrünes usw. Przibram suchte zunächst durch den Versuch zu entscheiden, ob das Auftreten der Grünfärbung bei den Mantiden an die Anwesenheit von Licht gebunden ist, wie dies in den meisten Fällen beim Pflanzenchlorophyll der Fall ist. Es wurden daher die Larven eines Eierpaketes kurz nach dem Ausschlüpfen in acht gleichen Partien auf kleine Blechkäfige verteilt und mit Blattläusen gefüttert. Zwei Gruppen wurden dem Tageslicht ausgesetzt, während die übrigen mit Kartonstürzen bedeckt wurden, von denen wieder fünf durch eine rote, gelbe, grüne, blaue und violette Glasscheibe Licht erhielten, während die letzte Gruppe völlig verfinstert gehalten wurde. Alle Individuen, die überhaupt zu weiterer Entwicklung gelangten, hatten, sobald sie das betreffende, normalerweise grüne Stadium (die Larven erscheinen zunächst braun und werden erst nach der dritten Häutung grün) erreicht hatten, grüne Färbung angenommen, so namentlich auch die ganz dunkel gehaltenen. Da nun aber grüne Blattläuse „Chorophyll" enthalten sollen, was Macchiati (234) speziell für *Siphonophora malvae* und *S. rosae* behauptet hat, und da dies sogar dann der Fall sein soll, wenn sie es in der Nahrung nicht unmittelbar geboten erhalten, wie z. B. bei solchen Arten, die auf bunten Blumenkronen leben (eine weitere Prüfung wäre sehr wünschenswert), so war zu prüfen, ob die jungen Mantiden auch bei einer absolut chlorophyllfreien Nahrung ergrünen. Przibram fand nach mehrfachen vergeblichen Versuchen ein geeignetes Futter in den Schmetterlingsmücken (*Psychoda*), die keine grüne Pflanzenkost aufnehmen und auch keine grüngefärbten Teile besitzen. Die jungen Mantiden haschten diese Mücken wie die Blattläuse und verzehrten sie bis auf die Flügel. Sowohl im Licht wie im Dunkeln erfolgte die Entwicklung ganz normal, und die Tierchen waren nach der zweiten Häutung schön blaugrün und behielten diese Farbe auch weiterhin bei. Eine dritte Versuchsreihe sollte die Frage entscheiden, ob die Aufnahme von Etiolin die Grünfärbung zu beeinflussen vermag. Wie oben erwähnt wurde, erzielte Poulton an Raupen der *Tryphaena pronuba*, die er (im Finsteren) an Stelle von Kohlblättern mit den chlorophyll- und etiolinfreien Mittelrippen derselben aufzog, einen Ausfall der Grundfärbung, die bei Fütterung mit grünen oder etiolierten Kohlblättern braun oder grün sein kann. Obschon die Bedeutungslosigkeit irgendeines Pflanzenfarbstoffes für die Grünfärbung der Mantiden bereits durch die zuletzt erwähnten Versuche als erwiesen gelten konnte, hat Przibram doch auch noch Blattläuse als Nahrung verwendet, die auf etiolierten Pflanzen aufgezogen worden waren. Ihre Farbe war im Gegensatze zu der grünen der am Lichte gehaltenen Blattläuse eine blaßgelbe, anscheinend dem Etiolin entsprechende. Da jedoch diese Nahrung spärlich und schwer zu beschaffen war, so überstanden nur wenige der Versuchstiere die zweite Häutung; immerhin begann jedoch die Ergrünung an der Stirne. Wir verdanken Przibram auch einige Angaben über das chemische Verhalten des „Heuschreckengrüns" im Vergleich zum Chlorophyll. Es wurden verschiedene Orthopteren untersucht, deren grüner Farbstoff durchwegs das gleiche Verhalten zeigte. Um möglichst konzentrierte Farblösungen herzustellen, wurden Gläser

mit eingeriebenem Stopfen mit den zu untersuchenden Tieren angefüllt und Schwefelaether aufgegossen. Die so erhaltenen Extrakte sind im Dunkeln und bei mäßiger Temperatur sehr haltbar (über ein Jahr), während sie sich im Lichte bald verändern, indem die schön gelbgrüne Farbe gelber wird und verblaßt. Versetzt man nun eine Probe des aus Stabheuschrecken (*Bacillus Rossii*) gewonnenen Aetherextraktes mit der gleichen Menge gesättigter alkoholischer Kalilauge und kocht im Wasserbade, so wird die klare, schön gelbgrüne Lösung etwas trübe und nimmt eine weingelbe Farbe an. Versetzt man die bis auf ein Drittel des Volumens verdunstete Flüssigkeit abermals mit einer ihr gleichen Menge von Kalilauge, so werden feine Flöckchen sichtbar; wird nun abermals gekocht, so setzt sich an der Wandung der Eprouvette am oberen Flüssigkeitsspiegel ein gelber Beleg ab, während der Rest sich zu einer fast wasserhellen Flüssigkeit klärt. Ein ganz entsprechendes Verhalten zeigten auch Extrakte aus Mantiden und Locustiden. Wird dasselbe Verfahren auf ein Extrakt aus Brombeerblättern (der Nahrung der Heuschrecken) angewendet, so zeigt sich ein ganz anderes Verhalten: Die klare, schön grüngelbe Lösung, welche durch Zusatz von Aether auf denselben Farbenton wie der tierische Auszug gebracht werden kann, wird während des Kochens mit gleicher Menge gesättigter alkoholischer Kalilauge nur wenig trübe und nimmt eine tiefgrüne Färbung an. Abermals mit Kalilauge versetzt, zeigt sich nur eine geringfügige Wolke. Wird nun weiter gekocht, so bleibt die Flüssigkeit trübe und grün, während längs des Flässigkeitsrandes schwarze Tröpfchen sich abscheiden und einen Fleckenring um die Eprouvette bilden. Eine weitere Verschiedenheit zwischen dem Orthopterengrün und pflanzlichen Chlorophyll schien sich in dem Verhalten gegen konzentrierte H_2SO_4 zu ergeben. Fügt man davon dem Aetherextrakt aus Heuschrecken zu, so wird die Lösung trübe und gelb, während die Chlorophyllösung klar bleibt und eine tief blaugrüne Färbung annimmt. Läßt man die mit einigen Tropfen H_2SO_4 versetzten Proben stehen, so geht das Gelb der Heuschrecken in ein tiefes Rotbraun über, während sich in der Chlorophyllösung die ursprüngliche gelbgrüne Farbe fast wiederherstellt.

Ich bin nicht der Meinung, daß man die angegebenen Reaktionen als die Frage wirklich entscheidend ansehen kann, denn sie sind schon aus dem Grunde nicht recht vergleichbar, weil es sich um Extrakte aus ganzen lebenden oder frisch verstorbenen Heuschrecken handelt, bei welchen also jedenfalls auch noch Chlorophyll aus dem Darmkanal sowie Fette durch den Aether extrahiert worden sein müssen. Przibram hält diesen Einwand für unwesentlich, ich glaube aber, daß er doch beachtenswert ist. In einer ganz neuerdings erschienenen Abhandlung (311) hat Przibram ausführlichere Angaben über das spektroskopische Verhalten solcher Auszüge (auch der Flügeldecken allein) mitgeteilt, aus denen sich die Nichtidentität des Heuschreckengrüns mit Chlorophyll zu ergeben scheint. Auf alle Fälle scheinen mir aber die oben schon besprochenen Fütterungsversuche bei Mantiden ein ungleich wertvolleres Beweismaterial zu bilden. Immerhin erscheint eine erneute, namentlich von chemischen Gesichtspunkten geleitete Untersuchung phytophager grüner Insekten wünschenswert, um so mehr als sich, wie im folgenden Abschnitt besprochen wird, herausgestellt hat, daß aus dem Chlorophyll der Nahrung unter

Umständen ganz andersfarbige und chemisch sehr abweichende Pigmente entstehen können.

6. Die Beziehungen des roten Vanessenfarbstoffes zum Chlorophyll.

Schon Poulton war sich darüber klar, daß, wenn überhaupt der mit der Pflanzennahrung aufgenommene Chlorophyllfarbstoff für die Färbung der Körpersäfte und schließlich des Integumentes Verwendung finden soll, dies nur so geschehen kann, daß er beim Verdauungsprozeß gelöst, also von seinem Substrat getrennt wird und so zur Resorption gelangt. Daß das Pigment dabei nicht ganz unverändert bleiben wird, erscheint von vornherein höchst wahrscheinlich. Wie tiefgreifend aber unter Umständen diese Veränderungen sind, das zeigen am besten die interessanten Beobachtungen von Gräfin Linden (226, 227) an *Vanessa*-Raupen resp. -Puppen.

Untersucht man einen Raupendarm (*Vanessa urticae*) zu einer Zeit, wo die Raupe noch frißt, so findet man ihn mit Stückchen von Brennesselblättern prall erfüllt. Der ganze Nahrungsballen im Mittel- und Enddarm ist von einer intensiv grün gefärbten Flüssigkeit durchtränkt. Dieselbe Flüssigkeit füllt auch den Vorderdarm der Raupe und wird von ihr sobald man sie reizt, durch den Mund ausgeworfen, um allerdings sofort wieder begierig aufgesaugt zu werden. In absolutem Alkohol aufgefangen, bildet sich ein zu Boden sinkendes weißliches Gerinnsel, während der Alkohol den Farbstoff mit grüner Farbe aufnimmt. Mittels des Spektroskopes lassen sich in der frisch bereiteten alkoholischen Farbstofflösung die Bänder des Chlorophylls leicht erkennen, wie der Vergleich mit dem alkoholischen Extrakt aus den Blättern der Nessel unmittelbar ergibt. Die Absorptionsbänder der alkoholischen Raupenauswurflösung waren nur etwas nach dem roten Ende des Spektrums hin verschoben. „Bleibt ein Tropfen dieses grünen Auswurfes auf dem Objektträger, von einem Deckgläschen bedeckt, einige Zeit stehen, so bilden sich schon nach wenigen Tagen mitten in der grünen Flüssigkeit rot gefärbte Kristalle. Behandelt man den ganz frischen Auswurf mit Eisessig, so entstehen kleine braune rhombische Kristalle, die bei hoher Einstellung grünlich schillern und eine täuschende Aehnlichkeit mit Häminkristallen zeigen. Die Kristalle entstehen nicht mehr, wenn der Raupenauswurf längere Zeit an der Luft gestanden hat. Die braunen Kristalle werden durch konzentrierte H_2SO_4 zum Teil mit lilaroter, zum Teil mit grüner Farbe gelöst. Wie der Chlorophyllfarbstoff wird auch der grüne Farbstoff des Raupenauswurfes durch die Einwirkung des Lichtes schnell zerstört,

Wird ein solcher mit grüner Pflanzennahrung gefüllter Darm aufgeschnitten, gereinigt und in Glyzeringelatine eingelegt, so sieht man unter dem Mikroskop das ganze Mitteldarmepithel und ebenso das Epithel des Enddarmes von grünen Tröpfchen dicht erfüllt. Hier und da finden sich in den Zellen außerdem auch Körnchen oder Kristalle eines grünlichgelben, gelben oder gelbroten Pigmentes. Mit dem Spektroskop untersucht, zeigt ein solches Darmepithel sehr deutlich das erste Chlorophyllband im Rot zwischen B und C (650 $\mu\mu$) und eine starke Verdunkelung, die sich über die weniger brechbare Hälfte des Spektrums von 400—500 $\mu\mu$ erstreckt. Bei guter Beleuchtung löst sich

dieser verdunkelte Teil in ein breiteres Absorptionsband, das etwa von 400—450 $\mu\mu$ reicht, und ein schmaleres zwischen den Linien b und F auf. „Das Spektrum der in das Darmepithel aufgenommenen grünen Flüssigkeit erinnert somit am meisten an die Absorption des Chlorophyllans eines Zersetzungsproduktes des Rohchlorophylls“.

Je näher die Raupe vor der Verpuppung steht, um so zahlreicher werden auch die gelben Einschlüsse. In einem gewissen Stadium finden sich im basalen Teil jeder Zelle längliche orange gefärbte Körper, während der dem Lumen des Darmes zugekehrte Teil noch immer grasgrün erscheint.

Ein ganz anderes Bild liefert der Raupendarm, wenn er unmittelbar vor der Verpuppung des Tieres geöffnet wird. Statt der alkalisch reagierenden grünen Chlorophylllösung enthält er nun eine zwiebelrote Flüssigkeit von ausgesprochen saurer Reaktion, in der neben Blattüberresten, deren Zellen mehr oder weniger zerfallene Chlorophyllkörner und eine gelbe krümelige Substanz enthalten, abgelöste rot pigmentierte Darmepithelien schwimmen. „Auch die Zellen, welche jetzt noch den Epithelüberzug des Darmes bilden, enthalten, zum Teil wenigstens, roten Farbstoff, besonders in der Nähe der Kerne, so daß man oft Stellen findet, wo sich die roten Zellkerne von dem übrigen intensiv grün gefärbten Plasma abheben. Auch jetzt noch ist der grüne Farbstoff in Form von Tröpfchen in den Zellen enthalten. Das rote Pigment vermehrt sich indessen immer mehr und nimmt schließlich den ganzen zentralen Teil der Zellen ein, gleichzeitig schwindet der grüne Farbstoff und macht einer mehr gelblichen Färbung des Zellplasmas Platz. Es bildet sich ein ziemlich gleichmäßig rot gefärbter Körper, der sich im Innern der Zelle scharf abgrenzt und zu dem Zerfall des Zellkernes oder zu dessen Verdrängung an die Wand führt. In dieser Zeit findet man das Darmlumen erfüllt von jener zwiebelroten Flüssigkeit, und es erhebt sich die Frage, ob diese als eine Abscheidung der roten Epithelzellen oder als selbständiges Umwandlungsprodukt der vorher vorhandenen Chlorophyllösung zu betrachten ist, oder aber ob sie durch Auflösung abgestoßener rot gefärbter Epithelien entsteht. Gräfin Linden hält das letztere für den wahrscheinlichsten Vorgang. Wird ein solcher roter Raupendarm in Glyzeringelatine eingebettet, so verwandelt sich das ganze Darmepithel in eine breiige Masse, während der Farbstoff in schönen Drusen roter Nadeln oder in gelbroten klinorhombischen Plättchen auskristallisiert.

Es kann wohl kaum bezweifelt werden, daß die allmähliche Umwandlung der grünen Darmepithelien der Vanessen-Raupen in rote kurz vor der Verpuppung durch eine Ueberführung des aufgenommenen Chlorophyllfarbstoffes in ein rotes Pigment bewirkt wird. Gräfin Linden konnte nachweisen, daß dieser Uebergang nicht nur im Darmepithel, sondern auch in den Zellen der Blattfragmente selbst stattfindet, die den Inhalt des Darmes bilden, so daß man also wohl sagen kann, es handle sich um eine Art von Verdauung des Chlorophylls durch die Sekrete des Darmes. In Präparaten von Vanessenraupen, deren Darm noch mit Nahrungsresten erfüllt war, fanden sich die Epithelzellen wie gewöhnlich mit grünen Chlorophyll-

tröpfchen gefüllt, dagegen waren in den Pflanzenzellen im Darmlumen „viele Chlorophyllkörnchen unter dem Einfluß der verdauenden Enzyme teils in feine grüne Körperchen zerfallen, teils in eine orangegelbe oder rote Masse verwandelt, die den ebenso gefärbten Einschlüssen der Epithelien vollkommen ähnlich war". Nach eintägigem Verweilen in der Glyzeringelatine waren die roten Körnchen des Darmepithels und der Blattzellen zum Teil in Kristalle verwandelt und bildeten gelbe und gelbrot gefärbte Nadeln und teilweise auch klinorhombische Täfelchen. Als die Präparate nach 2 Jahren wieder einer Durchsicht unterzogen wurden, zeigte sich, „daß sich sowohl im Darmepithel wie auch in den Pflanzenzellen viel mehr roter Farbstoff gebildet hatte", was Gräfin Linden auf das Fortwirken in der Glyzeringelatine erhalten gebliebener Enzyme zu beziehen geneigt ist. Es ließ sich verfolgen, „wie sich aus den Trümmern des Chlorophyllkornes Farbstoffe bilden, die durch eine Reihe von Zwischenstufen hindurch vom grüngelben Körnchen bis zur schön ausgebildeten karminroten Kristalldruse führen. Die Umwandlung geht in folgender Weise vor sich: Das Chlorophyllkorn zerfällt in grüne tröpfenartige Gebilde. Diese werden mißfarbig und verwandeln sich entweder ganz oder teilweise in eine amorphe, zuerst gelbe, dann karminrote Masse, oder aber es bilden sich in diesen Tröpfchen feine Kristallnadeln, die oft deutlich klinorhombischen Bau zeigen. In vielen Pflanzenzellen blieb die Form des Chlorophyllkornes, das dann auch meistens noch grünen Farbstoff enthielt, erhalten. Diese Körner erscheinen nun von den roten Farbstoffkristallen oft wie gespickt. In anderen Chlorophyllkörnern ist der Farbstoff amorph eingelagert, wieder in anderen Pflanzenzellen liegen statt der Chlorophyllkörner nur noch größere oder kleinere Drusen schön ausgebildeter karminroter Kristalle. Wo nun die Chlorophyllkörner diese Umwandlung in rote und gelbe Farbstoffe nur zu kleinerem Teil erfahren haben, zeigen sie überall ganz deutlich das Absorptionsspektrum des Chlorophylls. Dort aber, wo die Verfärbung allgemeiner geworden ist, beobachtet man ein ganz anderes Absorptionsspektrum und zwar dasjenige der roten Vanessenfarbstoffes (Gräfin Linden).

Gräfin Linden ist der Meinung, daß das ganze Chlorphyllkorn metamorphosiert wird und „daß der rote Farbstoff seine Eiweißkomponente von dem Eiweißgerüst des Chlorophyllkorns ableitet". Auf Grund der mitgeteilten Erfahrungen hätte man vermuten können, daß aus dem mit der Nahrung aufgenommenen Chlorophyll in allen Fällen derselbe gelbe oder rote Farbstoff im Raupendarme entstehen müßte. Dies ist nun aber keineswegs der Fall, und es bilden sich beispielsweise im Darm der Raupe von *Botys urticata* (Nesselwickler), die auf derselben Nährpflanze lebt wie die Vanessenraupen, anstatt des roten Pigmentes olivengrüne Tropfen und Kristalle, die später braungelb werden und sich noch weiter in braunschwarze Körnchen differenzieren können. Dieser Umwandlung entsprechend zeigen die Schuppen dieses Schmetterlings nur gelbe und braune Farbentöne. Ob die besondere Umfärbung des Chlorophylls in den einzelnen Fällen auf der Wirkung ganz bestimmter Fermente beruht, wie dies Gräfin Linden vermutet, erscheint fraglich, und es bedarf diese Seite der Frage gewiß noch eingehender Prüfung. Von Interesse ist es jedenfalls, daß auch sonst Fälle bekannt geworden sind, wo das Chlorophyll pflanzlicher Nährstoffe in einen rotgelben

Farbstoff verwandelt wird (vgl. dieses Handbuch, Bd. 2, 1. Hälfte, p. 351 f.).

Vom Darm aus wird, wie Gräfin Linden angibt, der Farbstoff durch den ganzen Körper verbreitet. „Er findet sich zwischen Darm und Fettkörper, er liegt in den Blutbahnen, die den letzteren durchziehen, und sammelt sich schließlich besonders dicht unter der Epidermis an und zwar hauptsächlich in der Nähe der Stigmen. Hier ist er auch zuerst in den Epithelzellen enthalten." Bei dem Transport des roten Pigmentes scheinen vielfach amöboide Zellen beteiligt zu sein (Phagocyten). Es findet während der Puppenruhe niemals ein vollständiger Verbrauch des roten Darmbreies statt, ein Teil wird noch von dem ausschlüpfenden Schmetterling ausgestoßen, während ein anderer Teil im Darm desselben verbleibt und hier wohl auch als eiweißhaltige Reservenahrung dient, zumal die normale Nahrung des ausgeschlüpften Falters äußerst eiweißarm ist (Blütennektar).

Die lebhaft gefärbten Entleerungen der ausschlüpfenden Schmetterlinge haben seit alters die Aufmerksamkeit erregt, namentlich wenn sie, wie in manchen Jahren, so massenhaft auftreten, daß sich an diese Erscheinung der Aberglaube des Blutregens geknüpft haben soll. Man schrieb den roten Exkrementen zunächst nur die Bedeutung von Auswurfsstoffen zu und glaubte, weil damit gewöhnlich gleichzeitig harnsaure Salze entleert werden, daß es sich um ein Sekret der Malpighischen Schläuche handle. Schon Frenzel hat indessen beobachtet, daß der rote Farbstoff aus dem Darm der Schmetterlinge stammt, und er sprach auch zuerst die Vermutung aus, es könne sich in diesem gefärbten Darminhalt vielleicht um eine Art von Reservenahrung für das Insekt handeln.

Der rote Exkrementfarbstoff wird von dem auskriechenden Schmetterling in gelöster Form abgeschieden. Meist schlägt er sich auf den harnsauren Konkrementen nieder, die gleichzeitig entleert werden. Auf Filtrierpapier aufgefangen, entstehen von einem einzigen Schmetterling (*V. urticae*) rote Flecken, die Talergröße erreichen können. Die Farbe derselben ist im Zentrum am dunkelsten, nach der Peripherie hin hellen sie sich auf, und ihr äußerster Rand pflegt gelb, gelbgrün oder braungrün zu erscheinen. Die Menge des abgesonderten Farbstoffes ist bei den einzelnen *Vanessa*-Arten recht verschieden. Die stärkste Abscheidung zeigt sich bei *V. urticae* und *Atalanta*, sehr wenig Pigment enthalten die Exkremente von *V. Io*, die auf Filtrierpapier einen kleinen rosa gefärbten Fleck mit großem gelb oder braungrün gefärbten Hof bilden. Auch das Blut der *Vanessa*-Puppen gibt auf Papier ganz ähnliche Flecken. Bei Schmetterlingen, die, wie *Botys urticata* keinen roten Darmfarbstoff und auch keinen roten Integument-(Schuppen-)Farbstoff bilden, sind auch die Exkremente mißfarbig braungrün. Die völlige Identität des roten Exkrementfarbstoffes der entwickelten Vanessen mit dem roten Darmpigment ihrer Raupen geht auch daraus hervor, daß aus einem Tropfen der Dejekte von *V. urticae* oder *Atalanta* beim Verdunsten ganz dieselben Kristalle (rote Nadelbüschel und klinorhombische gelbe oder gelbrote Plättchen) ausschießen, wie sie oben beschrieben wurden (Gräfin Linden). Nach Kunckel d'Herculais (201) sind auch die Exkremente der in einem gewissen Entwicklungsstadium rosenrot gefärbten *Schistocerca peregrina* (Orthoptere) bei jeder Metamorphose ebenso gefärbt.

Schon Hopkins (l. c.) und Urech (l. c.) haben auf die auffallende Uebereinstimmung in der Färbung der Schmetterlinge mit der ihrer Exkremente aufmerksam gemacht. Urech nennt diese Uebereinstimmung keine zufällige und nimmt an, daß zwischen beiden Farbstoffen ein physiologischer Zusammenhang bestehe. Eine Beteiligung des Chlorophylls der Nahrung an der Bildung der Pigmente hält er für vollkommen ausgeschlossen, da dasselbe seiner Ansicht nach von der Raupe unverändert wieder ausgeschieden werde. Er nimmt an, daß die Farbstoffe, die in den Schuppen und Malpighischen Gefäßen des Schmetterlings erscheinen und als Auswurfsstoffe bezeichnet werden, entweder als analytische oder als synthetische Umwandlungsprodukte der Nahrungsmittel anzusehen seien. „Von den chemischen Farbstoffen der Schmetterlingsschuppen“, sagt Urech, „ist vorauszusetzen, daß ihre Grundsubstanzen (Chromogene) vom Blutstrom herbeigeführt werden, etwa so, wie es Krukenberg von Cariosulphurin der Vogelfedern voraussetzt.“ Dem Blute (der Hämolymphe) der Puppen schrieben auch A. G. Meyer (241—243) und Friedmann (93) die größte Bedeutung für die Ausfärbung der Schmetterlingsschuppen zu. Während aber Meyer der Meinung ist, daß sämtliche Schuppenfarben auf einer Umwandlung der die Schuppen erfüllenden Hämolymphe beruhen, stellte Friedmann die Behauptung auf, daß die Vorstufen der Schuppenpigmente der Vanessen fettartige Körper seien, die zuerst die Blutzellen dicht erfüllen und aus diesen in das Epithel, speziell in die Schuppenbildungszellen hineingelangen. Bei diesem Uebertritt in das Epithel spiele vielleicht die amöboïde Bewegung der Blutkörperchen eine Rolle, oder aber es könnten die fettartigen Vorstufen der Farbstoffe in gelöstem Zustande (als Seifen) in das Epithel hineingelangen, um sich erst dort als gefärbte Fettkügelchen abzuscheiden.

Sieht man von allen diesen mehr oder weniger vagen Spekulationen ab, so scheint es durch die Untersuchungen der Gräfin Linden sehr wahrscheinlich, daß wenigstens der rote Schuppenfarbstoff der *Vanessa*-Arten „in sehr naher Beziehung steht zu den Epidermisfarbstoffen der Raupen einerseits, andererseits zu den ebenfalls roten Pigmenten, welche im Darm der zur Verpuppung sich anschickenden Raupe und im Darm der Puppe selbst und endlich in den Exkrementen des auskriechenden Schmetterlings in größerer Menge gefunden werden“.

„Die Körperfarbe der eben aus dem Ei gekrochenen Raupe von *V. urticae* und *V. Io* ist hellgelb; sobald indessen die Räupchen ihre Geburtsstätte verlassen und auf der Rückseite des das Nest bergenden Blattes ihre Nahrungsbedürfnisse befriedigen, erscheint die hellgelbe Grundfarbe durch rotbraune Flecken marmoriert.... Nach der ersten Häutung erscheinen sie hellrotbraun. Der vorher dunkel gefärbte Kopf ist, wie auch später unmittelbar nach der Häutung weißlich, und ebenso hell erscheinen die Dornen und Beine. Nach Verlauf eines halben Tages jedoch pflegen Kopf, Dornen und Beine die dunkle Chitinfarbe angenommen zu haben (Melaninbildung und die Raupe selbst ist jetzt, wenigstens bei *V. Io* gleichmäßig braunschwarz gefärbt, während bei *V. urticae* meistens schon eine hellere Rücken- und Seitenzeichnung angedeutet ist. Präpariert man die Körperhaut einer vor der Verpuppung stehenden Raupe von *V. urticae* ab, so findet man, daß sich unter der dunkel gefärbten, vielleicht schon gelockerten chitinisierten Raupenhaut die neue Epidermis befindet, deren Zellen mit grünlichen, gelblichen und rotbraunen Farbstoffen

erfüllt sind. Die mikroskopische Untersuchung (der frischen Hypodermis) zeigt, daß sowohl der grünliche wie auch der gelbbraune Farbstoff an Körnchen gebunden ist, die die ganze Zelle erfüllen. Denselben Befund ergibt die Untersuchung der ganz jungen, noch nicht gehäuteten Räupchen. Wenn man nun eines der jungen Räupchen oder auch eine ältere Raupe in Wasser wirft und dieses bis zum Sieden erhitzt, so sieht man, daß in demselben Augenblick, wo Muskelstarre eintritt, die Farbe der Raupenhaut von Gelbbraun in leuchtendes Karminrot umschlägt. (PETERSEN, l. c., hat die gleiche Erscheinung auch an den von dunklem Chitin bedeckten Stellen der Haut der Raupe von *Pieris brassicae* beobachtet, vgl. oben p. 1667.) Unter dem Mikroskop zeigt es sich, daß die Ursache dieses Farbenwechsels in einer Umwandlung der vorher gelbgrün oder gelbbraun gefärbten Körnchen in carminrote zu suchen ist. Außerhalb der Epithelzellen finden sich meist zahlreiche, ebenfalls schön carminrot gefärbte kleine Kristallnadeln, die oft zu dichten Drusen oder Doppelbüscheln gruppiert sind und bei starker Vergrößerung federförmige Verzweigungen erkennen lassen." Gräfin LINDEN hat solche Kriställchen auch im Innneren der Epithelzellen gesehen.

Auch in der Puppenhaut der Vanessen bringen hohe Temperaturen ähnliche Veränderungen hervor und zwar besonders in solchen Puppen, deren Hülle braun gefärbt ist. Die grünen Puppen von *V. Io* zeigen dagegen wenig Neigung, rote Farbstoffe zu bilden. Ebensowenig gelang es Gräfin LINDEN, einen Farbenwechsel in der Hypodermis bei den gleichzeitig mit den Vanessen auf der Brennnessel lebenden grünen Raupe des Wicklers *Botys urticata* zu erzielen. Wie im Darmepithel, so kann sich auch in der Hypodermis der Vanessenraupen die Bildung des roten Pigmentes in Glyzeringelatine vollziehen. Gräfin LINDEN fand, daß ein gelblichrot gefärbter Puppenflügel von *V. Atalanta*, in Glyzeringelatine eingebettet, am folgenden Tage dunkelkarminrot geworden war, während der andere in Kanadabalsam eingeschlossene seine ursprüngliche Färbung beibehalten hatte. Sie bezieht die Rotfärbung in diesem Falle, wie an Puppen von Vanessen, welche durch Chloroformdämpfe getötet wurden, ferner an Raupen von *Pieris brassicae* und vielen grünen Feldheuschrecken unter Alkohol auf eine Umwandlung eines gelbgrünen Pigmentes in ein rotes. KRUKENBERG (vgl. oben) hat dagegen letzterenfalls eine Ueberlagerung eines roten durch ein grünes Pigment angenommen, welches letztere durch Alkohol extrahiert wird.

Von Wichtigkeit erscheint die Feststellung, daß während der Ontogenese der meisten Schmetterlinge ein Zeitpunkt existiert, wo das rote Pigment auch normalerweise gebildet wird und die lebenden Epidermiszellen dicht erfüllt. Schon SCHÄFFER (324) hat beobachtet, daß die Schmetterlingspuppen vieler Falterarten ein „rotes Stadium" durchlaufen, und fast gleichzeitig wurde dieselbe Erscheinung von VAN BEMMELEN (8) wahrgenommen. Dieser letztere glaubte, daß sich die Rötung erst unter dem Einfluß der Luft vollziehe. Gräfin LINDEN findet dagegen die Hypodermiszellen schon innerhalb der Puppenhülle zu einer gewissen Zeit mit rotem Pigment erfüllt (bei *Papilio Podalirius* und den meisten Vanessen.) Vielfach erscheinen dann die Zellen ganz mit roten Körnchen erfüllt. „Neben diesen finden sich Zellgruppen,

die ihre gelbgrünliche Färbung beibehalten haben, oder solche, deren Plasma teils gelb, teils rot gefärbt ist. Die gelbgrünen Körner liegen dann stets der Körperfläche zunächst, während die roten Granula vorzugsweise die meist lang ausgezogenen nach innen gerichteten Zellfortsätze erfüllen. Die rot gefärbten Körner haben außerhalb einer und derselben Zelle die verschiedensten Schattierungen von Orangerot, Zinnoberrot bis Karminrot. An die orange gefärbten Granula schließen sich dunkelgelb gefärbte an, die durch helleres Gelb zu den grünlichen Farbstoffen der Zellspitze führen. Wir sehen also, wie die verschiedenen Farbstoffe im Puppenepithel durch zahlreiche Uebergänge miteinander verbunden sind, so daß es schon deshalb nahe liegt, sie als Umwandlungsprodukte eines einzigen Mutterpigmentes anzusehen.

Die gelben und roten Pigmente finden sich nun nicht nur in der Epidermis von Raupe, Puppe und Falter der Vanessen, sie sind auch im Blut (Hämolymphe) dieser Insekten enthalten und kristallieren in schönen, meist zwiebelrot bis karminrot gefärbten Nadeln oder in klinorhombischen Plättchen aus, sobald man einen Tropfen Blutflüssigkeit auf dem Objektträger verdunsten läßt.

Schon früher ist mehrfach auf Beziehungen zwischen der Hämolymphe der Raupen und Puppen und der Schmetterlingsfärbung aufmerksam gemacht worden. So bemerkte Landois (205) schon im Jahre 1864, daß die Farbe der getrockneten Hämolymphe verschiedener Schmetterlingsraupen der Grundfarbe der Flügel des entwickelten Insektes entspreche. Mayer (l. c.) untersuchte dann genauer die Hämolymphe der Puppen von *Samia cecropia*, *Callosamia promethea* und *Philosamia cynthia*. Er fand dieselbe reich an Eiweißkörpern. Die eiweißfreie bernsteingelbe Flüssigkeit soll auf Grund spektroskopischer Prüfung diese Farbe dem Vorhandensein von Xanthophyll verdanken (vgl. die früher erwähnten Angaben von Poulton und Geyer). Es konnten außerdem in der (für Lackmus) sauren Flüssigkeit erhebliche Mengen von Phosphorsäure, Kalium, Natrium und Eisen nachgewiesen werden. Mayer konnte auch die Angabe von Landois, daß die Hämolymphe beim Eintrocknen einen der Grundfarbe der Flügel ähnlichen Farbenton annähme, bestätigen (braun bei *Callosamia promethea*, grünlich braun bei *Philosamia cynthia*). Diesen eigentümlichen Farbenwechsel will Mayer nicht auf einen Oxydationsprozeß beziehen, da er auch in einer H-Atmosphäre eintritt, in Kohlensäure dagegen ausbleibt. Wenn man sich nun allenfalls auch mit der Annahme befreunden könnte, daß das hell „gelbbraune" Stadium, welches, wie noch zu zeigen sein wird, bei den meisten Schmetterlingen dem farblos weißen folgt, etwas mit dem Dunkeln des eingetrockneten Blutes an der Luft zu tun hat, so wird man doch gewiß nicht den weiteren Experimenten Mayers ohne weiteres beistimmen können, durch welche er zu zeigen sucht, daß es gelingt, sozusagen künstlich aus der Hämolymphe der Puppe verschiedene Farben durch chemische Manipulationen zu erzeugen. So erwähnt er beispielsweise, daß die Hämolymphe von *Samia cecropia* bei Behandlung mit HNO_3 in der Hitze ein chromgelbes Gerinnsel liefert, welches sich bei Zusatz von NH_3 orange färbt, eine Farbe, die auch auf den Hinterflügeln dieses Schmetterlings in Form eines Bandes auftritt. Man kann hier kaum den Verdacht unterdrücken, daß es sich einfach um die bei allen Eiweißkörpern auftretende Xanthoproteïnreaktion handelt, und auch der Umstand,

daß das Farbenband der Flügel selbst durch HCl oder HNO_3 gelb und durch NH_3 wieder orange wird, darf schwerlich hier als Beweis herangezogen werden. Mayer führt dann weiter aus, daß der braune Außenrand der Flügel von *Samia cecropia* beim Erwärmen mit HNO_3 sich chromgelb färbt und sich mit NH_3 wieder rötet. Auffallender ist der folgende Befund: Die frisch getrocknete Hämolymphe von *Callosamia promethea* wird durch Erhitzen auf etwa 63° C in ein chromgelbes Koagulum verwandelt, welches bei Behandlung mit HCl (im Original HCl_3??) und einem kleinen Kristall von chlorsaurem Kali in der Wärme eine purpurrote Farbe annimmt, die bei Zusatz von HNO_3 in Braun umschlägt. Auch die purpurroten Flecken am Außenrande der Hinterflügel des weiblichen Schmetterlings färben sich mit HNO_3 braun. Diese nichts weniger als einwandfreien Versuche berechtigen sicher nicht zu dem sehr weitgehenden Schlusse, den Mayer daraus zieht, daß nämlich die intensiven gelben und roten Schmetterlingsfarben das Ergebnis komplizierter chemischer Prozesse sind, welche sich in dem ins Schuppeninnere eingedrungenen Blute vollziehen, während die braunen Töne, die hauptsächlich bei den Heteroceren vorkommen, ein einfacheres Produkt darstellen, in welches das Blut schon beim Trocknen an der Luft verwandelt wurde.

Wenn nun auch manches von den im vorstehenden besprochenen Untersuchungen noch unsicher oder zweifelhaft sein mag, das eine dürfte wohl als sichergestellt gelten können, daß tatsächlich Beziehungen zwischen dem roten Vanessenfarbstoff und dem Chlorophyll der Raupennahrung bestehen, und das ist immerhin eine Erkenntnis, die nach vielen Richtungen hin Interesse bietet. Ganz abgesehen von der Bedeutung der Tatsache, daß ein den Gallenfarbstoffen nahestehendes Pigment wie das Vanessarot in genetischer Beziehung zum Chlorophyll steht, dürften die Fragen, die sich an die Feststellung von Beziehungen zwischen Chlorophyll und Insektenpigmenten knüpfen, ein um so größeres biologisches Interesse bieten, als sich, wie v. Fürth (l. c.) bemerkt, „hier, wie wohl an wenig Punkten Gelegenheit bieten dürfte, der Natur eines ihrer merkwürdigsten Geheimnisse abzulauschen und einen — wenn auch nur beschränkten — Einblick in den Mechanismus zu gewinnen, dessen sie sich bedient, um die wunderbaren Erscheinungen der Mimicry hervorzubringen“.

Was sonst noch über die Eigenschaften von Insektenpigmenten bekannt ist, bezieht sich auf einige Angaben über die Löslichkeit von Schuppenfarbstoffen bei Schmetterlingen und Käfern. Urech (381, 388) untersuchte daraufhin etwa 100 Arten und verwendete als Lösungsmittel außer Wasser 10- und 28-proz. HCl, 48-proz. HNO_3 und 20-proz. NH_3-Lösung. Er fand das schwarze Schuppenpigment (Melanin?) immer wasserunlöslich, dagegen löslich, und zwar in brauner Farbe, in HNO_3. Auch die braunen sind meistens unlöslich in Wasser, hingegen fast immer löslich in HCl, noch besser in HNO_3. Rote und orangefarbige Pigmente sind bei Pieriden, Lycäniden, Nymphaliden und Zygäniden wasserlöslich, zum Teil auch unter den Papilioniden. Dagegen fehlt Wasserlöslichkeit bei Sphingiden, Arctiden, Bombyciden, Saturniden und Geometriden. Unter den Noctuen ist Rot und Orange weniger verbreitet, wo sie vorkommen (*Catocala*) ist das Pigment in Wasser kaum löslich, bei anderen Noctuen nie, sondern erst in HCl. Durch

Säuren wird das orange und rote Pigment oft gelb, durch NH_3 aber wieder rot oder orange. Für gelbes Pigment ist die Löslichkeit ähnlich wie bei Orange. Es ist unlöslich bei Sphingiden, Arctiden, Lipariden, Noctuen und Geometriden, löslich bei Pieriden (bei Papilioniden schwieriger), bei Lycäniden, Nymphaliden, Satyriden und Bombyciden. In HCl ist gelbes Pigment fast immer löslich, ebenso in NH_3, durch welches es manchmal intensiver gelb wird, aber kaum orangerot, in wenigen Fällen grünlich, nach vorangehender Extraktion mit HCl. Weiß, bei Pieriden meist auch in Wasser löslich, ist bei Nymphaliden, Apaturiden, Arctiden, Lipariden, Hadeniden und Tineiden unlöslich. Grünes Schuppenpigment kommt nach Urech bei Pieriden, Lycäniden und Geometriden wasserlöslich vor. Blau ist fast immer Interferenzfarbe; ein bläuliches in Wasser oder Säure lösliches Pigment wurde nur bei *Smerinthus ocellata* gefunden. Nach Mayer (l. c.) soll jedoch blaues Pigment auch in anderen Fällen vorkommen.

M. Baer (11) unterscheidet bei Schmetterlingen zweierlei Pigmente: diffuse und körnige. Im ersteren Falle ist das Chitin als solches gefärbt, im anderen sind Pigmentkörnchen ein- oder zwischengelagert. Als diffus bezeichnet er das lehmgelbe lösliche Pigment bei *Iunonia orithya* und *Catonephele numilia*, ein mattgelbes bei *Delias belisama*, ferner Graubraun bei *Iunonia laomedea*, Mattbraun und Ockerbraun bei *Danais Chrysippus*, Rostbraun bei *Vanessa urticae*, glänzendes Rotbraun bei *Catonephele numilia*, Schwarzbraun bei *Delias belisama*, Dunkelschwarzbraun bei *Hebomoia Glaucippe*, Grau bei *Delias belisama*, Orange im Afterfleck von *Papilio machaon* und bei *Rhodoceras rhamni*, Karmin in der Prachtbinde von *Pap. Antheus*, Rot bei *Catagramma Pitheas*, *Callicore marchalii* und *Polyommatus virgaureae*. Körnige Pigmente sollen ausschließlich den Pieriden eigen sein. Es muß ausdrücklich bemerkt werden, daß diese Angaben zum Teil den Beobachtungen anderer Autoren widersprechen.

B. Versuche, die „Zeichnung" der Insekten auf physiologische Entstehungsursachen zurückzuführen.

Nur selten erscheint im entwickelten Zustande ein Insekt an seiner ganzen Oberfläche durch ein einziges Pigment ganz gleichartig gefärbt. In der Regel heben sich von einer „Grundfarbe" gewisse andersfarbige „Zeichnungen" ab, deren Charakter und Verteilung für größere Gruppen fast immer einen gewissen bestimmten Typus beibehält. Man kann dieselben von verschiedenen Gesichtspunkten aus betrachten. Bisher steht fast allgemein die Erörterung ihrer biologischen Bedeutung im Vordergrunde, und es braucht nur an die Anpassungs-, Schutz-, Schreck- und Schmuckfärbungen (resp. -zeichnungen) erinnert zu werden, die der Selektionstheorie Darwins ja so wichtige Stützen geliefert haben. Es erscheint aber unerläßlich, das Problem der Farbenverteilung im Integument der Insekten auch noch von einem ganz anderen Standpunkte aus zu behandeln, indem man versucht, die physiologischen Grundlagen derselben zu ermitteln und so gewissermaßen die erste Entstehung des Materials kausal zu erklären, mit welchem dann eventuell die Selektion arbeiten könnte.

1. Die Blutzufuhr zu den Insektenflügeln.

Gerade solche Fälle, wo nachweislich Nahrungspigmente in mehr oder weniger modifizierter Form im Integumente oder in dessen Anhangsgebilden abgelagert werden, scheinen zur Lösung solcher Aufgaben besonders geeignet, denn sie legen den Gedanken nahe, daß die Verteilung der Pigmente von der der Hämolymphe in dem Sinne abhängig sein wird, daß, wenn nur sonst die Bedingungen für Bildung und Ablagerung der spezifischen Farbstoffe gegeben sind, diese sich an allen den Stellen zuerst bzw. stärker geltend machen wird, welche mit „Blut" reichlicher versorgt erscheinen.

Schon Wallace hat im Anschluß an Taylor, welcher eine gewisse Abhängigkeit der Farbenverteilung und Entwicklung von anatomischen Einzelheiten des Baues, namentlich bei Wirbeltieren, behauptet hat, darauf hingewiesen, daß sich gleiches auch bei Insekten nachweisen läßt. „Bei den Schmetterlingen steht die ganze Farbenzeichnung gewöhnlich in Beziehung zum Umrisse der Flügel und zur Anordnung der Adern, und es liegt guter Grund zu der Annahme vor, daß die ursprünglichen Farbenflecke stets in den Zwischenräumen zwischen den Nerven oder Adern oder an den Verbindungspunkten solcher liegen, indem eine Ausdehnung und ein Zusammenfließen solcher Flecken die Ränder und Bänder und die unregelmäßigen größeren Flecken bildet, welche zu endlosen Verschiedenheiten behufs direkten Schutzes, Trutzes oder Erkennens ausgebildet sind" (Darwinismus, p. 441).

Es liegen zurzeit nicht viele Untersuchungen in dieser Richtung vor, aber das wenige bisher Geleistete erscheint aussichtsreich genug, um weitere Forschungen anzuregen. Es ist ohne weiteres klar, daß als geeignete Untersuchungsobjekte in erster Linie die Flügelzeichnungen der Insekten und namentlich der Schmetterlinge in Betracht kommen müßten. „Im Insektenflügel werden die Blutbahnen durch die gleichzeitig Luftkanäle (Tracheen) führenden Adern dargestellt, und zwar sind es nicht nur die Längsadern des Flügels, welche gleichzeitig als Zirkulations- und Atmungsorgane dienen, sondern auch die meisten Queradern führen Blut und Tracheen, so daß bei den Neuropteren und Orthopteren der ganze Flügel mit seinem Adernetz dem Blatt einer dicotylen Pflanze nicht unähnlich ist" (Gräfin v. Linden). Wenn also die oben geäußerten Vermutungen begründet sind, so waren Beweise dafür an geeigneten Insektenflügeln am ehesten zu erhoffen. Nun ist die Blutversorgung in den verschiedenen Entwicklungsstadien eines Insektenflügels eine ganz wesentlich verschiedene. Ursprünglich erfüllt die Hämolymphe den Hohlraum des Flügelsäckchens vollkommen: später wird sie in dem Maße, wie die beiden Flügelmembranen miteinander verschmelzen, mehr und mehr zurückgedrängt und beschränkt sich demgemäß im wesentlichen auf das „Geäder" der Flügel, auf die „Nerven", welche Hohlräume bzw. Kanäle darstellen, die nun Luft und Ernährungsflüssigkeit dem Gewebe des wachsenden Flügels zuführen.

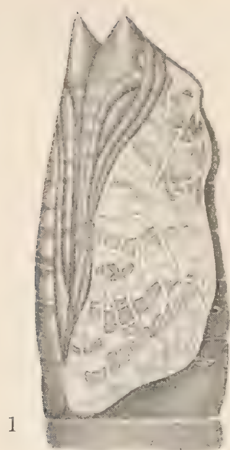
Um die Blutverteilung zu studieren, fütterte Blanchard (25) schon vor langer Zeit Raupen von Schmetterlingen und Käferlarven mit Blättern, die mit Indigo oder Krapp überstäubt waren. Das infolgedessen blau oder rötlich gefärbte Blut konnte dann in geeigneten

Fällen durch die Haut hindurch beobachtet werden. Deutlich trat vor allem das Rückengefäß hervor. Er fand aber gefärbte Hämolymphe auch rings um die Tracheen. Leider enthält die Arbeit Blanchards keine Angaben über das Verhalten der Flügelanlagen. Er spricht aber ausdrücklich von einer „circulation péritrachéenne“. Neuerdings will Petrunkewitsch (282) im Kropfe von *Blatta* sogar eine „intratracheale“ Zirkulation von Ernährungsflüssigkeit beobachtet haben (? B.). Nach Gräfin v. Linden (l. c.) sind im embryonalen Insektenflügel die Adern („Nerven“) derart gebaut, daß sie neben Tracheen auch Blut einschließen, welches die letzteren umspült, und E. Fischer (83, 84) führt als sicheren Beweis dafür, daß auch noch im völlig entwickelten Schmetterlingsflügel ein Säftestrom stattfindet, die Tatsache an, daß nach Injektion von Methylenblau in den Hinterleib eines Falters der Farbstoff sehr bald in die Flügeladern gelangt. Chr. Schröder (332) teilt eine interessante Beobachtung an *Adalia bipunctata* mit, welche zeigt, daß auch bei diesem Käfer die Ausfärbung eines Flügelbezirkes von den „Adern“ abhängig ist. Er schnitt einen Flügel quer zur Längsrichtung nur zum Teil ein und beobachtete, daß sich der apikale, der direkten Blutzufuhr entzogene Flügelabschnitt zwar typisch färbte, aber wesentlich blasser. Urech berichtet, daß das Blut bei der eben geschlüpften Imago in die „noch lampichten Flügel hineinströmt“ und dort allmählich erstarrt.

Es kann daher nicht bezweifelt werden, daß die Flügeladern der Insekten nicht nur luftführende, sondern auch blutenthaltende Röhren darstellen, deren Bedeutung für den Stoffwechsel im sich entwickelnden Organ von größter, ja ausschlaggebender Bedeutung ist. Das Flächenbild eines Heuschreckenflügels zeigt uns z. B. deutlich, wie sich auf der hellgrün gefärbten Grundmembran ein Netz dunklerer Adern abhebt, in denen sich oft sehr deutlich amöboide Blut- und Fettzellen erkennen lassen. Bei jungen Larvenflügeln sehen wir außerdem, daß in diesem Adernetz überall, bis in die feinsten Verzweigungen hinein Tracheen verlaufen, die, mit Luft erfüllt, als hellglänzende Fäden zu erkennen sind. Die Adern sind demnach auch Bahnen für die Luftzufuhr, und jeder Querschnitt zeigt, daß die Tracheen von Blut umspült werden. Bei näherer Betrachtung des ganzen Larvenflügels zu einer Zeit, ehe die eigentlichen Flügeladern gebildet sind, stellen sich die Blutbahnen als helles Netz dar, in dessen Maschenräumen dunkler gefärbte Zellgruppen liegen. Diese gehören dem Epithel des Flügels an und sind durch äußerst feine Membranen voneinander abgegrenzt, die gleichzeitig die Wandungen der verschieden weiten Blutkanäle darstellen. „Im fertigen Orthopterenflügel wird dieses Gefäßnetz zum Adernetz. Während sich auf der ganzen übrigen Flügelfläche die Flügelmembranen eng zusammenschließen, bleiben hier Hohlräume erhalten, die sehr oft durch besonders hohes Epithel mit kräftiger Cuticula ausgezeichnet sind, dessen Zellen sich aber am längsten dem Chitinisierungsprozeß entziehen, der im ausgewachsenen Flügel die übrigen Epithelzellen ergreift. Dagegen häufen sich in den die Wandungen der Adern bildenden Zellen meist reichlich Farbstoffe an; nur die kleinsten Aderverzweigungen bleiben bisweilen unpigmentiert, und wir beobachten dann, daß auch hier die Epithelien der Chitinisierung anheimgefallen sind. Auch Regen (317) kommt auf Grund seiner Be-

obachtungen zu dem Schlusse, „daß schwarze Pigmente (bei *Gryllus campestris*) ursprünglich in den Adern gebildet werden". Durch verschiedene Versuche hat er außerdem festgestellt, daß zur Bildung derselben die Gegenwart von Sauerstoff erforderlich ist. Desgleichen hat E. Fischer (l. c.) bei seinen Untersuchungen an Schmetterlingen den Eindruck gewonnen, „als ob das (schwarze) Pigment hauptsächlich an den Adern sich abzulagern gezwungen gewesen sei, und daß es nicht in die Intercostalräume gelangen konnte". Es scheint ihm naheliegend, den Grund dafür „in mechanischen Widerständen zu suchen, denn die hohlen Flügeladern setzen dem die Farbenpigmente zuführenden Blutstrom einen weit geringeren Widerstand entgegen als die eng aneinander liegenden beiden Membranen der Interkostalräume". Auch Federley (73) bemerkt, daß (bei *Lymantria dispar*) die Schwärzung der Flügel immer von den Nerven ausgeht und sich von da aus erst allmählich über die Flügelfelder ausbreitet. Ganz ähnlich wie bei den Orthopteren, sind auch die Blutbahnen im Flügel der Neuropteren, Dipteren und Lepidopteren beschaffen und verteilt. Auch hier stellen die Flügeladern die Bahnen dar, auf welchen Blut und Luft in den Flügel gelangt. Nur in der Art und Weise, wie sich das Gefäßnetz während der ontogenetischen Entwicklung der verschiedenen Insekten ausgestaltet, machen sich Unterschiede bemerkbar. Bei den Orthopteren entspricht das Adersystem, welches wir im Flügel der Imago vorfinden, in allen wesentlichen Punkten dem System der Blutkanäle, das wir schon in früheren Larvenstadien wahrnehmen. Eine derartige Uebereinstimmung der larvalen und imaginalen Adernetze vermissen wir bei den höheren Insekten, und zwar ist die Verschiedenheit beider Kanalsysteme um so größer, je mehr die Aderzahl im Flügel des ausgebildeten Insektes reduziert ist. (Gräfin v. Linden.) Aber auch hier läßt sich entwicklungsgeschichtlich zeigen, daß zwischen den Längsadern ursprünglich Queradern vorhanden sind, ein Netz, welches als Relief an der Puppenhülle von *Papilio Podalirius* unmittelbar hervortritt. „Bei den meisten Schmetterlingen sind nur die Längsadern als Relief auf der Puppenhülle sichtbar, und *P. Podalirius* ist der einzige Schmetterling von allen, der davon eine Ausnahme macht und dessen Puppenhülle einen solchen Reichtum von Adern aufweist, daß man glauben könnte, einen Neuropteren- oder Orthopteren-Flügel vor sich zu haben (Fig. 2 1, 2, 3). Die Untersuchung lehrt indessen, daß, wenn auch bei den anderen Schmetterlingen kein Adernetz auf der Puppenhülle abgedrückt ist, dennoch eine Zeit besteht, wo der Flügel von einem solchen durchzogen wird. Diese Verhältnisse kommen am deutlichsten zum Ausdruck, wenn die Raupe eben zur Puppe geworden ist. Auf dem Flügelpräparat sehen wir dann ein Netz von dunklen und helleren Kanälen, je nachdem in ihnen geronnenes Blut enthalten ist oder nicht (Fig. 2 4). Es unterscheidet sich nicht wesentlich von dem Adernetz im jungen Neuropteren- oder Orthopteren-Flügel, scheint aber insofern etwas weiter differenziert, als sich die die Kanäle begrenzenden Membranen hier deutlicher abheben als dort, was dazu beiträgt, daß der Verlauf der Aderzüge leichter zu unterscheiden ist. In diesem primären Adernetz der Schmetterlingspuppen entsprechen die breitesten Kanäle den bleibenden Adern, die engeren den später reduzierten Längs- und Queradern. Histologisch sind sowohl die


2


1

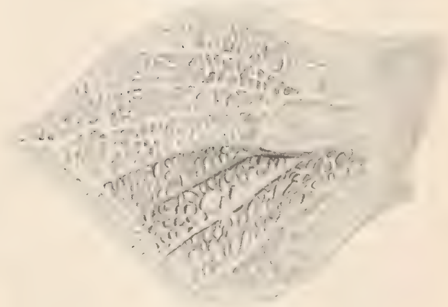
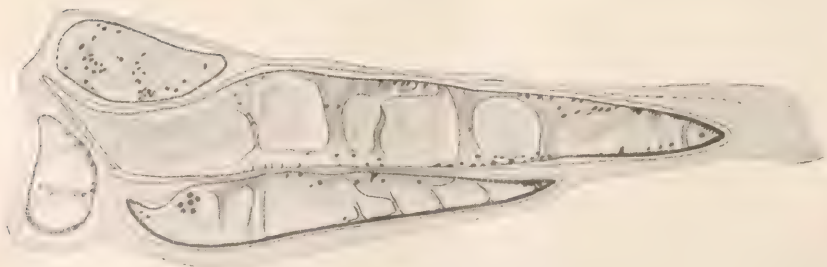

4

Fig. 2. 1 Vorderteil der Puppe von *Papilio Podalirius.* Das Adernetz läßt zugleich die Anlagen der Zeichnung erkennen. 2 *Papilio Podalirius.* Schnitt parallel der Oberfläche durch einen Puppenflügel (Vorderflügel). 3 *Papilio Podalirius.* Querschnitt durch ein Puppenflügelpaar. Die Bluträume erfüllt mit koaguliertem Blut. 4 Verteilung der Blutgefäße (Adern) in dem Hinterflügel einer jungen Puppe von *Vanessa levana* (*prorsa*). (Nach Gräfin M. v. Linden.)


3

bleibenden als die verschwindenden Kanäle jetzt noch gleich beschaffen. Bisweilen gelingt es, den Puppenflügel in Glyzeringelatine so einzuschließen, daß die Luft in den Tracheen eingepreßt bleibt, so daß ihr Verlauf bis in die feinsten Verzweigungen deutlich wird. Die Anzahl der Queranastomosen oder Queradern ist auf den einzelnen Regionen der Flügelfläche verschieden, sie ist auf der Flügelwurzel kleiner als am Seitenrande und wächst mit der Größe der von den Hauptstämmen eingeschlossenen Flügelzellen. Ganz wie im Blatte dicotyler Pflanzen, ist aber auch die Verzweigung der Adern im Insektenflügel eine reichlichere in den peripheren als in den zentralen Teilen desselben. Dieses primäre Adernetz bleibt indessen nur in seinen Hauptstämmen erhalten. An die Stelle der Queradern treten im fertigen Flügel feine Kanäle, die unter den Schuppenreihen verlaufen und scheinbar durch eine Faltung der Flügelmembran gebildet werden. Diese Kanäle führen Blut und stellen die Querverbindungen zwischen den Längsaderstämmen her.“ (Gräfin v. LINDEN.) Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß alle diese Angaben von CHR. SCHRÖDER in Zweifel gezogen worden sind. Jedenfalls bedürfen dieselben noch weiterer Prüfung.

Nach den sehr ausgedehnten Untersuchungen der Gräfin LINDEN soll nun die Zeichnung der Neuropteren, Orthopteren, Homopteren und Dipteren durchwegs von der Aderung der Flügel abhängig sein, und zwar wären es besonders die Queradern, die sich als günstige Bildungs- oder Ablagerungsstätten für die Farbstoffe erweisen, was sie auf die früh einsetzende starke Chitinisierung der Längsadern zu beziehen geneigt ist. „Die der Chitinisierung verfallenden zylindrischen Epithelien der Längsaderstämme scheinen weniger für die Bildung und Ablagerung von Stoffwechselprodukten geeignet zu sein, wie die Plattenepithelien der Queradern und der weniger kräftigen Längsaderstämme. So sehen wir auch in jedem Flügel, daß die Aderspitzen der Längsstämme viel mehr zur Pigmentbildung neigen als die Wurzelstücke.“ An Schmetterlingen hat wohl zuerst SWAMMERDAM die Entwicklung der Zeichnung (bei *Van. urticae*) untersucht: „Wollte man“, sagt er, „diese Tiere Tag vor Tage zergliedern, man würde die wunderbarsten Veränderungen der Farben gewahr werden, die man sich immer einbilden kann, und wie diese allgemach von einem blassen, weißen und grauen Grunde dunkel, hochbraun, hellrot, blau, schneeweiß und anders färbig werden. Es geht damit so wunderbar zu, daß man es schwerlich beschreiben kann.“ ... „Aber nicht allein die Flügel nehmen an Größe zu, sondern auch alle ihre Farben und Zeichnungen wachsen an und breiten sich aus. Was vorher kleine Fleckchen, unsichtbare Pünktgen waren, ist nun zu einer erkenntlichen, angenehmen Auszierung geworden.“

2. Die Pigmentbildung in den Schmetterlingsschuppen.

Bei allen Schmetterlingen sind die Flügelmembranen zu allererst farblos und durchsichtig, und der Flügel selbst zeigt die Farbe des ihn erfüllenden Blutes, er erscheint danach gelblich oder grünlich. Gelb gefärbt sind die Mehrzahl der Rhopaloceren und auch sehr viele Heteroceren, grünes Blut enthalten die meisten Spanner. Später findet man die Epithelzellen welche die Flügelmembranen bilden, mit kleinen, zuerst farblosen oder gelbgrünlich gefärbten Körn-

chen erfüllt. Die Schuppen selbst sind zuerst stets farblos und durchsichtig, aber nach kurzer Zeit tritt auch in ihnen dasselbe lichtgelbe Pigment auf, welches zuerst nur in ihren Bildungszellen enthalten war. Die Körnchen sind in den Schuppen anfangs nur sparsam verteilt, die Schuppe erscheint dann hell gefärbt; je größer indessen ihre Zahl wird, um so tiefer wird der Farbenton der Schuppe (Gräfin Linden). Schwindet das Plasma des Schuppenhohlraumes (was ja schließlich unter allen Umständen geschieht), ohne daß zuvor Pigment abgelagert wird, so erscheint eine solche luftgefüllte Schuppe rein weiß (es wurde schon früher erwähnt, daß, wie bei Pieriden, auch weiße Pigmente vorkommen). Nach A. G. Mayer, der bei *Danais plexippus* den Prozeß der Farbenbildung innerhalb des Puppenflügels untersuchte, wären diejenigen Elemente der Flügelzeichnung, welche pigmentlos (weiß) bleiben, zu den ontogenetisch ältesten zu rechnen. Nach demselben Beobachter sollen nun auch die später bunt gefärbten Schuppen ein solches „weißes Stadium" durchlaufen, dann aber durch eindringendes „Blut" gefärbt werden, indem sich dieses in eine ockergelbe Flüssigkeit verwandelt.

Er fand bei *Callosamia promethea* die Puppenflügel den ganzen Winter über bis ca. 10 Tage vor dem Ausschlüpfen des Falters durchsichtig. Von diesem Zeitpunkt an erschienen dieselben weiß, nach weiteren 4 Tagen gleichmäßig schmutziggelb oder hellbraun, und bald darauf wurden die Imaginalfarben sichtbar und zwar zuerst an der Flügelunterseite in Gestalt von wenigen dunkelroten Streifen zwischen den in der Diskoidalzelle verlaufenden Adern. Der Augenfleck an der Flügelspitze war durch schwache Umrisse angedeutet. Auch auf den Hinterflügeln traten die Farben zunächst an der Unterseite zwischen den Rippen auf. Nach 5 Stunden zeigten sich auf der Oberseite der Flügel zwei graue Streifen nahe der Flügelwurzel und eine pigmentbraune Zone, welche sich von dem hinteren Flügelrand gegen die Flügelmitte hin erstreckte. Der Augenfleck war jetzt völlig sichtbar, aber noch hell gefärbt. Auf der Unterseite hatte sich die rote Beschuppung weit ausgebreitet und umschloß zwei helle Flecken. Es ist bemerkenswert, daß zu dieser Zeit — etwa 12 Stunden nachdem die ersten Farben sichtbar wurden — die Flügel des Männchens und Weibchens einander völlig gleichen, nur die Grundfarbe der männlichen Flügel erschien grau, die der weiblichen mehr zimtbraun. Im fertigen Zustande hat das Männchen tiefschwarze, das Weibchen zimtbraune Flügel.

Wesentlich anders gestaltet sich die Pigmentbildung in den Schuppen nach der Untersuchung von Friedmann (93), die sich ausschließlich auf Puppen von *Vanessa urticae* beziehen. Er findet schon zu einer Zeit, wo noch keine Spur von Schuppen entwickelt ist (Fig. 3) zahlreiche Blutzellen zwischen den beiden Flügellamellen, welche massenhaft Fettkügelchen enthalten, die sich in geringerer Zahl auch innerhalb der Schuppenbildungszellen und der anderen Epithelien finden. „An einigen Stellen sieht man bereits in diesem frühen Stadium deutlich Kügelchen, die von Osmiumsäure nur gebräunt sind; dieselben finden sich stets nach außen von den schwarzen Kügelchen, d. h. näher dem Außenrand des Epithels, so daß die Vermutung naheliegt, daß sie durch chemische Umwandlung aus den mehr nach innen von ihnen gelegenen schwarzen Tröpfchen, die ihrerseits unmittelbar aus den Blutzellen stammen dürften, entstanden sind." Gegen Ende des 5. Tages lassen sich sehr deutlich Bezirke der Flügel mit braunen Körnchen von solchen unterscheiden, in denen die schwarzen Körnchen dichtgedrängt im Epithel liegen, entsprechend der späteren Flügelzeichnung. Doch ist zu betonen, daß das Braun, Braunrot, Braungelb, Schwarz dieser Kügelchen hier Produkt der Osmiumwirkung, keineswegs aber identisch ist mit dem Braun und Schwarz des fertigen *Vanessa*-Flügels. In der Folge prägt sich nun der Gegensatz zwischen Flügelbezirken mit den größeren bräunlichen oder braunroten Kugeln und solchen mit den kleineren schwarzen Körnchen immer deutlicher aus. Immer erfüllen dann die ersteren bestimmte Bezirke, oft eine ganze Flügelseite dicht in kolossaler Menge, während im

Epithel der gegenüberliegenden Flügellamelle nicht ein einziges solcher Kügelchen zu finden ist. Hieraus allein würde man schon vermuten können, daß diese Gebilde in ihrer Gesamtheit die Anlage und Vorstufe des späteren Flügelpigmentes darstellen (FRIEDMANN). „Am 11. Tage nach der Verpuppung tritt ein wesentlicher Fortschritt in der Pigmententwicklung ein. Mit schwacher Vergrößerung sind jetzt schon deutlich dreierlei Arten von Schuppenbezirken zu unterscheiden, nämlich weiße, schwarze und braune. In den weißen Schuppen liegen gar keine, weder schwarze noch braune Körnchen. Die schwarzen Bezirke zeigen die Schuppen diffus tief geschwärzt, von einzelnen geformten Körnchen und Kügelchen ist nichts mehr zu sehen; dieselben haben sich jedenfalls, sobald sie in die Schuppe übergetreten sind, sehr schnell aufgelöst und bewirken so die diffuse schwarze Färbung der betreffenden Flügelbezirke. In den Schuppen der braunen Bezirke dagegen finden sich reichlich die früher hier nur im Epithel, nie aber in den Schuppen vorhanden gewesenen braunen Körner und Kugeln. Auf geeigneten

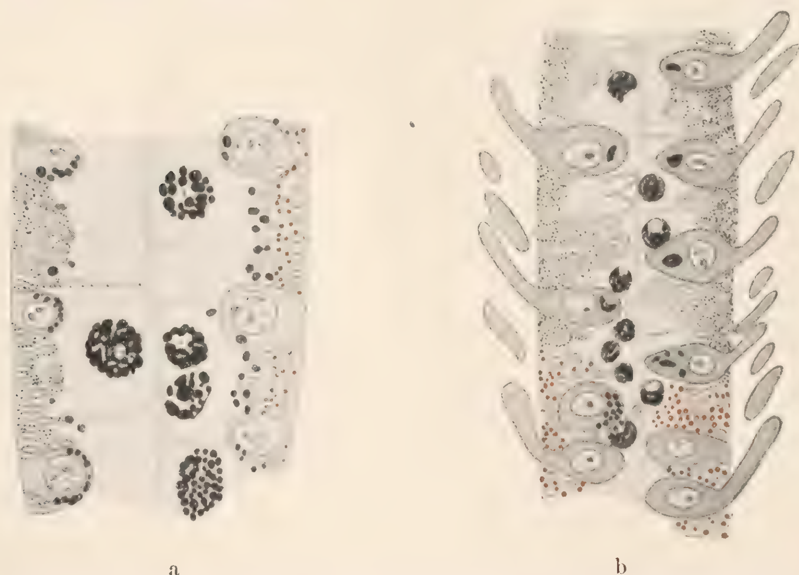


Fig. 3. a Schnitt durch den Puppenflügel von *Vanessa urticae* am Anfang des 4. Tages; HERMANNsche Flüssigkeit. b 13 Stunden später. Gleiche Behandlung. (Nach F. FRIEDMANN.)

Schnitten kann man die Kügelchen auch gerade bei ihrer Einwanderung in die Schuppen antreffen. Diese mattbraunen Kügelchen sind oft von stark glänzenden braunen Pigmentkörnchen umgeben, die sich wohl aus jenen bilden. Im Epithel finden sich um diese Zeit weder schwarze noch braune Kügelchen, alle sind in die Schuppen gewandert. Die schließliche Umwandlung in das definitive diffuse Pigment, das genau denselben Farbenton und Glanz hat wie die Pigmentkörnchen, hätte man sich nach FRIEDMANN so vorzustellen, „daß sich dieselben allmählich immer feiner, staubförmiger verteilen, bis sie schließlich als geformte Körperchen nicht mehr wahrnehmbar sind, hingegen jetzt die betreffenden Schuppenbezirke diffus von dem Farbstoff erfüllt sind." Auf Grund dieser Beobachtung gelangt nun FRIEDMANN zu der Annahme, daß fettartige (sich mit Osmium schwärzende) Substanzen als Vorstufen des Pigmentes der *Vanessa*-Flügel anzusehen sind; „sie gelangen aus den Blutzellen, die sie ursprünglich dicht erfüllen, ins Epithel, speziell auch in die Schuppenmutterzellen hinein. Wie dies geschieht,

ist nicht ganz klar. Friedmann denkt an amöboide Bewegung der Blutkörperchen oder an die Möglichkeit eines Uebergangs in gelöstem Zustande (als Seifen). Ein Eindringen der Blutzellen selbst in die Schuppen findet sicher nicht statt. Sodann gehen diese Fettkügelchen zum Teil (die späteren braunen Kugeln) eine chemische Umwandlung ein, derart, daß sie OsO_3 viel weniger reduzieren, d. h. selbst nur noch gebräunt werden. Am 11. Tage wandern die braunen Kugeln in die Schuppen, wo sich von ihrer Peripherie glänzende braune Körnchen ablösen, die allmählich in diffuses Pigment übergehen.

An Sublimatpräparaten, überhaupt bei Anwendung von Fixierungsflüssigkeiten, die keine OsO_3 enthalten, sieht man von der ganzen Pigmententwicklung nicht das geringste, weil eben die Vorstufen des endgültigen Pigmentes fettartige Körper darstellen, die in Alkohol extrahierbar sind und nur in osmiertem Zustande fixiert werden (Friedmann).

Schon früher hatten Cesar Schäffer (324) und van Bemmelen (18) Untersuchungen über die Ontogenie der Schmetterlingsfärbung resp. Zeichnung angestellt. Wie Schäffer, fand auch Van Bemmelen, daß die Farben der Imago erst in den letzten 2 Tagen vor dem Ausschlüpfen ziemlich plötzlich auftreten, erklärte jedoch Schäffers Angabe für unrichtig, daß die Flügel vorher durch ein rings um die Kerne der Hypodermiszellen eingelagertes Pigment rot gefärbt seien (*Vanessa urticae*). Van Bemmelen hatte allerdings auch eine solche Rötung der Flügel beobachtet, sobald er dieselben der Puppenhülle entnahm und der Einwirkung der Luft aussetzte, vermochte diese Rötung aber zu verhindern, wenn er die Flügel in 90-proz. Alkohol brachte. Innerhalb der Puppenhülle waren die Flügel von weißgelblicher Färbung, die sich beim älteren Insekt in ein zartes Braun verwandelte. Urech (l. c.) gibt an, daß bei *Vanessa urticae*, *Io*, *Antiopa*, *Atalanta* und *Pieris brassicae* die Farben des fertigen Schmetterlings aus weißem oder schwach rötlichem Pigment in folgender Reihe sich entwickeln: Zuerst kam nach der anfänglich durchweg gleichen Farbe aller Schuppen in den hierfür bestimmten Feldern der Flügelfläche das Gelb zum Vorschein, einige Zeit später entstand in anderen Parzellen aus dem Weiß bei *Vanessa Io* Rot bis Rotbraun, und zuletzt entwickelte sich an den noch ungefärbten Stellen das Schwarz der Flügel. Auch Standfuss erwähnt in seinem Handbuch, daß die roten und hellbraunen Farbentöne (bei Vanessen) in der Puppe viel früher erscheinen, als die grauen, grauschwarzen und schwarzbraunen. Er beobachtete die allmähliche Farbenentwicklung an der grünen, durchscheinenden Puppe von *Pararge megaera* und *aegeria*. Zuerst bemerkt man eine eigentümliche, rotbraune Marmorierung, bevor die Totalfärbung des Flügels durch die Schale durchschimmert; der ausgeschälte Falter zeigt dann das leichte Rotbraun ausgebildet, die dunkel gefärbten Stellen des Flügels aber noch in albinistischer Färbung. Auch *Anthocharis cardamines*, *Zegris eupheme*, *Tecla betulae* und *ilicis* eignen sich für diese Beobachtung. In seiner Abhandlung „Beobachtungen über die zeitliche Sukezession des Auftretens des Farbenfeldes auf den Puppenflügelchen von *Pieris brassicae*“ beschreibt Urech (383) seine Befunde an Puppen, die in den Monaten März—Mai untersucht wurden, wo die Flügelchen schon beschuppt waren. Zuerst erscheinen die Schuppen weißlich gefärbt, sehr bald darauf tritt eine gelbe, fast hellorange Färbung auf der Unterseite der Hinterflügel und dem Vorderrand der Unterseite der Vorderflügel auf. Wo später die schwarzen Flecken und Bänder vorhanden sind, erscheint jetzt eine Färbung, welche an die Oelflecken auf weißem Papier erinnert. Mikroskopisch betrachtet, erscheinen diese Stellen schön grün und zwar infolge des Durchschimmerns des smaragdgrünen Farbstoffes, der sich zwischen den Flügellamellen befindet (vgl. oben p. 1673). Dies beweist, daß das schwarze Pigment nach dem weißen und gelben in den Schuppen auftritt, ob erst hier entstehend aus vorher eingeführten

Blutbestandteilen oder als fertiges Pigment aus dem interlamellären Raume eingeführt, bleibt zu untersuchen (Urech).

Bei *Pap. Podalirius* bestehen nach Gräfin Linden die ganz jungen Puppenflügel aus einem vollkommen durchsichtigen Häutchen, welches, in Terpentin untersucht, bei durchfallendem Licht weißlich, bei auffallendem gelblich erschien. Später, als die Flügel schon mit Schuppen bedeckt waren, zeigten sie einen etwas dunkler gelben Farbenton. Die Schuppen selbst erschienen bei offener Blende absolut farblos; nur wo sie zu mehreren übereinander liegen, sehen sie bei geschlossener Blende dunkelgrauschwarz aus. Die einzelnen Schuppen sind hell und dunkel gestreift, und zwar sind die jetzt schon vorhandenen verdickten Streifen der Schuppenhaut (Schuppenleisten) stets hell, deren Begrenzung dunkel. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man, daß die Schuppen gelblich gefärbtes Plasma enthalten, das zum Teil körnige Einlagerungen darstellt. Auch die Schuppenmembran ist bei tiefer Einstellung gelblich gefärbt. In einem zweiten Stadium erscheint das optische Verhalten der gelben Schuppen nur insofern geändert, „als das feine gelbe, in dem Schuppenlumen eingelagerte Gerinnsel zugenommen hat". Weiterhin nehmen sie bei durchfallendem Licht und offener Blende einen lichtgelben Ton an; wird die Blende geschlossen, so erscheinen sie schließlich intensiv rot und gelb gestreift. Die Leisten sind rot, die dünneren Stellen der Schuppenmembran gelb. Im Schuppenlumen erkennt man bei starker Vergrößerung kleine gelbglänzende Körnchen, die in der Schuppenspitze am dichtesten zusammenliegen. In Alkohol untersucht, zeigt hauptsächlich die Schuppenmembran und weniger die Körnchen einen blaßgelben Ton. Die Menge der letzteren ist in der fertig entwickelten Schuppe am größten. Im ersten Stadium, in dem noch keine dunkle Zeichnung sichtbar ist, unterscheiden sich die später dunkel gefärbten Schuppen noch nicht von denen der gelben Grundfarbe. In dem Stadium, wo sich die dunklen Binden als graue Streifen von der übrigen hell gefärbten Flügelfläche abheben, erscheinen die einzelnen Schuppen auf dunklem Grunde gelbgrau, auf heller Unterlage grau mit gelblichem Schimmer. Die in dem Schuppenlumen eingelagerten Körnchen sind sehr stark lichtbrechend und zeigen, in Alkohol untersucht, die Farbe der Schuppenmembran. Kurz vor dem Ausschlüpfen zeigen sich die dunklen Schuppen besonders nach der Spitze hin dicht von dunklen Körnchen erfüllt und auch die Schuppenmembran grauschwarz pigmentiert.

Die Puppenflügel von *Pap. Machaon*, die zu allererst auch farblos sind, unterscheiden sich schon sehr frühe von denen des *Pap. Podalirius* durch die größere Konsistenz ihrer Membranen und durch ihre gleichmäßig gelbe Farbe, die sich weder an der Luft noch in Alkohol in Rot oder Rotgelb verwandelt. Bei sehr jungen Puppenflügeln wird dieser Farbstoff durch Alkohol ausgezogen und zwar um so mehr, je schwächer der dazu verwendete Alkohol ist. Träger des Farbstoffes sind nach Gräfin Linden kleine Gerinnsel in der Flügelmembran (d. h. wohl im Flügelhohlraum) an der Basis der Schuppen. Obgleich der gelbe Farbstoff in den Puppenflügeln schon bald in großen Mengen angehäuft ist, bleiben die Schuppen selbst verhältnismäßig lange Zeit vollkommen farblos und durchsichtig. Roter Farbstoff wird bei *Machaon* gar nicht abgelagert, sehr reichlich dagegen an der Flügelwurzel und am Vorderrande bei *Vanessa levana*. Gelbes Pigment findet sich auch hier wieder gleichmäßig auf der Flügelfläche verteilt. An manchen Stellen waren größere gelbe, fetttropfenähnliche Gebilde zu beobachten. Etwas später erschien ein der Puppenhülle entnommener Flügel weißlich und bei geeigneter Beleuchtung seidenglänzend. In absolutem Alkohol wird er bald rötlichgelb. Die Schuppen selbst sind dann noch vollkommen farblos und durchsichtig, so daß die Färbung der Flügel allein durch die erwähnten roten und gelben Pigmentkörner hervorgerufen wird, welche jetzt die Basis der Schuppen umgeben. Die Pig-

mentzüge folgen somit genau den Schuppenreihen. An einzelnen Flügelstellen befinden sich in der Umgebung der Schuppen hauptsächlich rote, an anderen vorwiegend gelbe Pigmentkörnchen und wieder an anderen beide gleichzeitig. Das rote Pigment findet sich hauptsächlich an den Stellen, wo später die schwarzen Flecken und Binden auftreten. Die Schuppen erscheinen hier zunächst rauchgrau, während sie an anderen Stellen eine hellgelbe Chitinfärbung annehmen. In demselben Maße, wie sich später die Schuppen mit Pigmentkörnchen füllen, nimmt der Pigmentreichtum an ihrer Basis ab. Auch bei *Vanessa urticae* finden sich 2 Arten von Farbstoff in den Membranen des Puppenflügels eingelagert; der eine scheint mehr an der Oberfläche zu liegen und ist von graugelber Farbe, der andere befindet sich anscheinend in tieferen Schichten und ist karminrot. Es ist nicht zu ersehen, unter welchen Bedingungen und in welchem Stadium Gräfin Linden diese Beobachtung gemacht hat, denn im unmittelbaren Anschluß wird mitgeteilt, daß ein der Puppenhülle entnommener Flügel von blaßgelber Farbe sei, sich jedoch sowohl an der Luft wie in Alkohol bald rosa färbe. Bei *Thecla quercus* fand Gräfin Linden die jüngsten Puppenflügel hellgelb gefärbt. Die Schuppen beteiligen sich jedoch nicht an dieser Flügelfärbung, sie sind noch farblos und durchsichtig bis auf die, welche den Rand der Flügel besetzen und ebenfalls gelblich erscheinen. Die gelbe Färbung wird an der Flügelwurzel, wo das Chitin besonders stark entwickelt ist, durch ein diffuses Pigment hervorgerufen; auf der Fläche der Flügel und in den Schuppen des Randes jedoch wird der gelbliche Ton durch sehr feine, den Schuppenzellen bezw. den Schuppen eingelagerte gelbgrünliche Körnchen hervorgerufen. Im nächsten Stadium hat der ganze Flügel einen mehr bräunlichen Ton angenommen, der wieder am Rande am deutlichsten ist. Bei einem Flügelpaar, von dem der eine durch zu frühes Oeffnen der Puppenhülle verletzt worden war, hatte dieser einen dunkelbraunen Ton angenommen, während die anderen Flügel noch hellgelb erscheinen. Die Farbe des verletzten Flügels war dieselbe, wie die des an der Außenseite haftenden vertrockneten Blutes. Dies dürfte, meint v. Linden, ein Fingerzeig dafür sein, daß auch innerhalb der Schuppen dieselben im Blut enthaltenen Stoffe schuld an der Verfärbung sind. Von der verletzten Stelle aus tönten sich die Schuppen ganz allmählich nach den normalen Stellen hin ab. Bei *Arctia caja* beginnt nach Smolian (346a) das Eindringen von Pigment in die Schuppen erst am 20. Tage nach der Verpuppung, und zwar hauptsächlich auf dem Wege von zwei Adern. Vorher erscheint hellgelbes Plasma gleichmäßig über den ganzen Flügel verbreitet. Schon einen Tag später ist der Flügel voll ausgefärbt und bereits mit der typischen Zeichnung versehen; nur erscheint die weiße Grundfarbe der Vorderflügel noch von roten Partien durchzogen, die aber bald schwinden, auch fehlt noch der Blauschiller der Hinterflügel, der erst etwa am 30. Tage bemerkbar wird.

Das in den Adern liegende Pigment bleibt noch längere Zeit; es schwindet erst etwa am 25. Tage, um nur in den Hinterflügeln sich dauernd zu erhalten.

Dfe Ausfärbung vollzieht sich so außerordentlich schnell, daß es nur durch Anwendung von Kälte, die verzögernd wirkt, gelingt, die einzelnen Stadien genauer zu erkennen. Nach Smolian (l. c.) beginnt die Ausfärbung mit Einführung weißen oder hellgelbbraunen Pigments, welches an den Stellen sich dichter absetzt, an denen später die Zeichnung entsteht, und schreitet der Prozeß von der Flügelwurzel saumwärts fort. Zum Teil an Ort und Stelle, zum Teil neu eingeführt, verwandelt sich das gelbe Pigment in rotes, um aus diesem teils in braunes, teils in schwarzes überzugehen. Am längsten ungefärbt bleiben die Adern. Wie es scheint, verwandelt sich das weiße oder gelbe Anfangspigment zunächst überall in rotes, aber nicht in seiner ganzen Menge. Ein Teil, besonders an den Vorderflügeln, bleibt weiß. Der rote Teil wird nun nach und nach zu braun und schwarz und zieht sich dabei an die Orte der späteren Zeichnung zusammen. Daher findet sich noch so lange rotes Pigment

in den weißen Grundfarbenbändern. Die Schuppen auf den Adern beginnen sich erst vom 22. bis zum 25. Tage zu färben, nachdem der Rest der Zeichnung vollendet ist (Smolian).

Vergleicht man alle die angeführten, zum Teil widersprechenden Beobachtungen verschiedener Autoren über Entwicklung der Pigmentfarben bei Schmetterlingen, so ist leicht zu ersehen, daß neue eingehende Untersuchungen dringend erforderlich sind, die aber nicht allein die morphologische, sondern auch die chemische Seite der Frage wesentlich mitberücksichtigen müßten. Vorläufig scheint mir nur so viel sicherzustehen, daß die Flüssigkeit (Hämolymphe), welche in einem gewissen Entwicklungsstadium den Puppenflügel erfüllt und sich später auf das Adernetz zurückzieht, an sich von wesentlicher Bedeutung für die Pigmentblildung ist, und daß sich weiter die Farbenfolge auf dem Puppenflügel in einer bestimmten Reihenfolge vollzieht, und zwar tritt immer zuerst Hellgelb, dann Orange, Karminrot, Zinnoberrot, Braunrot und zuletzt Schwarz auf. Eine ganz wesentlich verschiedene Anschauung über die allmähliche Farbenentwicklung hat Piepers (289) auf Grund von Untersuchungen an Weißlingen (Pieriden) geäußert. Als ursprüngliches Pigment betrachtet er das Rot, aus dem durch Aufhellung und Verblassen Orange, Gelb, Grün und endlich Weiß würde. In anderen Fällen wäre zuerst ein dunkles Pigment da, ein Melanin, das jenen helleren Tönen und schließlich wieder dem Weiß Platz machte. Ich halte diese Ansicht nach dem, was ich selbst gesehen habe, sowie auf Grund der fast übereinstimmenden Angaben aller anderen Autoren für vollkommen verfehlt.

Unter allen Umständen treten die Pigmente bzw. ihre Chromogene im Schuppenhohlraum auf. Ihr Uebertritt in die Schuppen kann nur so gedacht werden, daß deren Bildungszellen nicht nur in dem Sinne als Drüsenzellen fungieren, daß sie Chitin absondern und so die Schuppenform bedingen, sondern auch die Fähigkeit besitzen, die ihnen von der Hämolymphe zugeführten Chromogene in mehr oder weniger modifizierter Weise abzulagern. Die Pigmentbildung einer jeden Schuppe ist ein Vorgang, der an die absondernde Tätigkeit des Protoplasmas geknüpft ist, welches in Kontinuität mit der Bildungszelle eine gewisse Zeit lang den Schuppenhohlraum erfüllt. Dabei kann der Farbstoff in diffuser Form (als feste Lösung) die Schuppenmembran selbst färben oder in Gestalt von Körnchen abgelagert werden (vgl. Spuler, 351). Es ist dann ohne weiteres klar, daß die Farbenentwicklung ganz wesentlich von der Zufuhr von Ernährungsmaterial abhängig sein wird, und daß insbesondere die Intensität der Färbung sowie der Farbenton, insofern er etwa auch von der Sauerstoffzufuhr mitbedingt wird, von der morphologischen Verteilung der blut- und luftzuführenden Bahnen in erster Linie bestimmt sein wird. „Würden alle Schuppen eine und dieselbe Entwicklungsstufe in ihrer Färbung erreichen, so entständen einfarbige Flügel, bunt gezeichnete kommen nur dadurch zustande, daß ein Teil der Schuppen in seiner Entwicklung stehenbleibt, während andere noch weiter fortschreiten“ (Gräfin Linden). Von

diesem Gesichtspunkte aus erscheint das Studium der allmählichen Entwicklung der Flügelzeichnung während des Puppenlebens von besonderem Interesse. Wir besitzen darüber Untersuchungen von Cesar Schäffer (l. c.), van Bemmelen (l. c.), Urech (l. c.) und besonders der Gräfin Linden.

3. Die Entwicklung der Flügelzeichnung.

Nach Weismann (410, 411) ist die „Zeichnung" „nur in unserer Idee etwas von der ‚Grundfarbe' Gesondertes; in Wirklichkeit verhält es sich hier nicht wie bei einem Bild, bei dem zuerst die Zeichnung und dann die Farben aufgesetzt werden, sondern das, was wir Zeichnung nennen, ist nur ein anderer Farbenstreifen, der eine Schicht von farbigen Schuppen, welche die Flügelfärbung ausmachen, ersetzt. Es ist also ‚Zeichnung' genetisch dasselbe wie ‚Färbung' und biologisch auch, insofern sie zu sympathischer oder auffallender Färbung zusammenwirken". Immerhin ist aber zwischen Grundfarbe und Zeichnung ein durch ihr zeitlich getrenntes Auftreten bedingter Unterschied zu machen.

Bei den meisten niederen Schmetterlingsformen (Spannern), bisweilen aber auch bei höher differenzierten Arten (Bombyciden, *Papilio Podalirius*) färben sich sämtliche Schuppen gelb, ehe eine Zeichnung hervortritt.

Indem nun ein Teil dieser erst gelb gefärbten Schuppen einen dunkleren Ton annimmt, entsteht eine Zeichnung (Musterung) der Flügelfläche. Bei den Spannern erscheinen zuerst dunkelgelbe Binden, welche in der Folge bräunlich und schließlich schwarzbraun werden. Bisweilen nehmen sie auch einen mehr grauen und dann grauschwarzen Ton an. Am dunkelsten sind stets die Spitzen der Schuppen, es folgen dann ihre mittleren und schließlich ihre basalen Teile. Die Zeichnungsfarbe der meisten Spanner ist braun, die Grundfarbe gelb bis gelbbraun; dunkelt diese erheblich nach, so geht sie unter Umständen in die Zeichnungsfarbe über und kann auf diese Weise bei dem einen oder anderen Falter Zeichnungselemente, die für gewöhnlich getrennt sind, zum Verschmelzen bringen. Bei den höher stehenden Schmetterlingen treffen wir meist graue und schwarze Töne als Zeichnungsfarbe an, die sich dann von einem hellgelben, roten oder rotbraun gefärbten Grunde abheben.

a) Die Bedeutung der „Adern".

Als erste Stufe einer Flügelzeichnung finden wir, je nachdem der Schmetterling einer höher oder tiefer stehenden Form angehört, schmälere oder breitere Querbinden oder quer verlaufende Fleckenbinden.

Gräfin Linden wählt aus besonderen Gründen den Ausdruck „Längsbinden", indem sie nicht, wie es wohl naturgemäß ist, die Längs- resp. Querachse des Flügels selbst als maßgebend für die Richtung der Zeichnung betrachtet, sondern den Verlauf der Binden bei horizontal ausgebreiteten Flügeln auf die Körperachse bezieht; dann verlaufen allerdings die „Querbinden" parallel oder etwas schräg zur Längsachse. Ich habe als sinnverwirrend von dieser Bezeichnungsweise hier abgesehen.

Durch sehr schmale und zahlreiche Querbinden zeichnen sich hauptsächlich die Puppenflügel der Spanner aus, breitere Binden

finden sich bei den Spinnern, Schwärmern, Fleckenbinden und zu größeren Flecken verkürzte Binden bei *Pap. Machaon*, den *Vanessa*-Arten, bei *Limenitis sibylla* und *Argynnis paphia*. Bei den Spannern, den weniger hoch entwickelten Spinnern und auch bei *Pap. Podalirius* begegnen wir mit dem ersten Auftreten einer deutlichen Zeichnung meist für das bloße Auge ganz zusammenhängenden Querbinden. Je stärker sich indessen die Adern der Flügel entwickeln und je später die Schuppen an deren Grenzen auftreten, um so öfter beobachten wir eine durch die Adern in Flecken zerlegte Zeichnung (*Platisamia cecropia*). Im späteren Wachstum vereinigen sich diese Fleckenbinden zu kontinuierlichen Querbinden von geradem oder zackigem Verlauf und eine solche Bindenbildung schildert auch A. G. Mayer (241 – 243) als eine sehr häufige Erscheinung in der Puppenentwicklung der Heliconier-Zeichnung.

Bei allen Schmetterlingen, deren Puppenentwicklung Gräfin Linden verfolgt hat, treten die Querbinden nur selten von Anfang an in ihrer ganzen Länge auf. Sie sind zuerst meist kürzer, wachsen in die Länge, werden aber häufig am Schlusse der Puppenentwicklung durch Schuppen der Grundfarbe an ihrem hinteren Ende verkürzt. Ueberall besitzen die Querbinden die Neigung, breiter zu werden und seitlich zu verschmelzen, so daß oft sehr breite Binden (Bandbinden nach Eimer) zustande kommen. Schließlich entstehen auf diese Weise einfarbige Formen (*Platisamia cecropia*, *Samia promethea*). Als Grundschema der Schmetterlingszeichnung betrachtete Eimer (70, 70a) die aus 11 Querbinden bestehende Musterung der Vorderflügel von *Papilio Podalirius*. sie soll, wie auch Gräfin v. Linden glaubt, wenn auch nicht das primitivste, so doch das am weitesten verbreitete Schema sein, nach dem sich die Verschmelzung von Teilbinden bei Schmetterlingen vollzieht (Fig. 4).

Die beistehenden Figuren (Fig. 4 c, f) zeigen die allmähliche Entwicklung der Bindenzeichnung bei diesem Schmetterling. Ihre Beziehung zu den Quer-

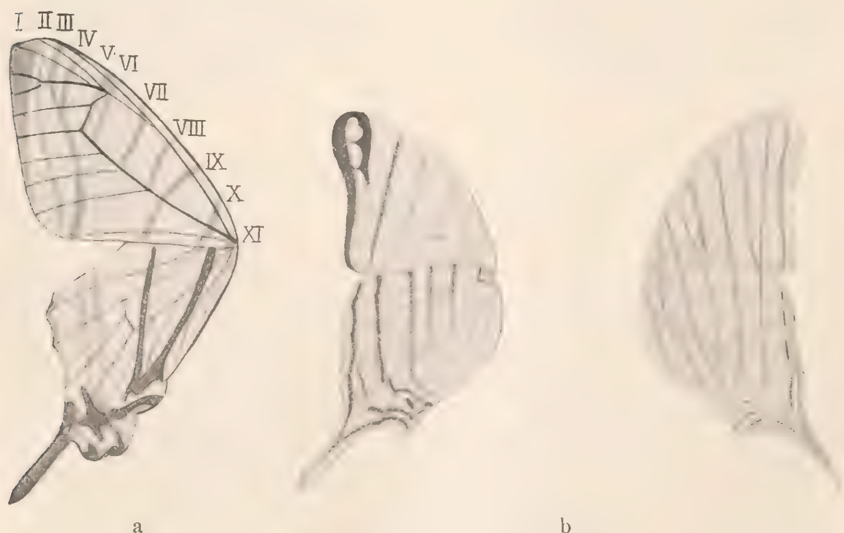


Fig. 4.

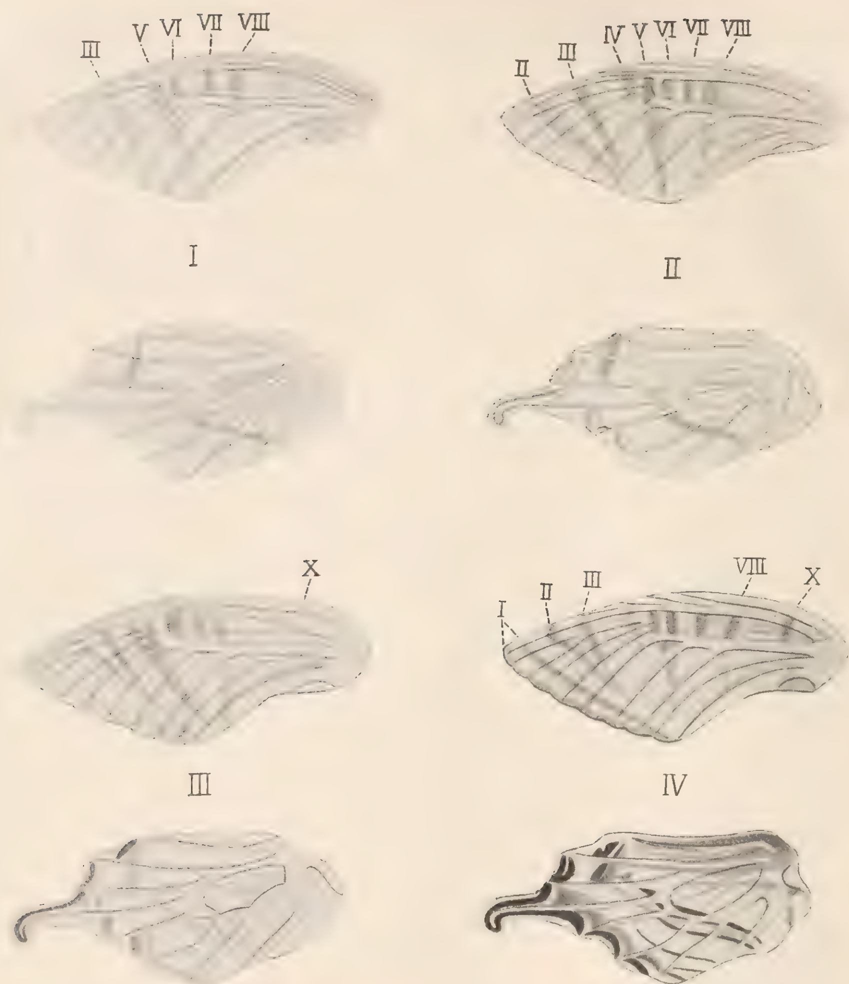


Fig. 4. a Schema der Bänderzeichnung bei *Papilio Podalirius*. b *Megalura berania* (Ober- und Unterseite) primitive Bindenzeichnung. I—IV *Papilio Podalirius*. Entwicklung der Zeichnung auf den Puppenflügeln. (Nach Gräfin M. v. Linden.)

adern der Flügel, die im fertigen Zustand nicht mehr vorhanden sind, tritt an der Puppe selbst (Fig. 2, 1) auf das deutlichste hervor, indem die pigmentierten Schuppen zuerst an den Rändern der Queradern auftreten. Ganz allmählich dringt aber das Pigment auch in die von den Maschen des (Ader-)Netzwerkes umsponnenen Bezirke ein, so daß die zuerst angelegten Teilbinden miteinander zu breiteren Binden verschmelzen. Dabei scheint aber bemerkenswert, daß die Pigmentablagerung nicht, wie man es doch erwarten sollte, gleichmäßig zu beiden Seiten einer jeden Querader erfolgt, sondern nur in ganz bestimmten Zwischenräumen zwischen je zwei solchen Adern, während andere davon frei bleiben, wodurch ja eben die Bindenzeichnung zustande kommt. Sie spricht daher auch von besonderen „für die Pigmentablagerung günstigen Stellen“ und hebt hervor, daß, während sich an einzelnen Flügel-

zellen alle Queradern färben, dieselben in anderen Bezirken unpigmentiert bleiben. „Bei *Pap. Podalrius* sind es 4 Regionen, die sich zur Pigmentierung besonders geeignet erweisen; am Hinterrand des Puppenflügels fallen diese pigmentreichen Stellen mit den Grenzlinien der ersten Hinterleibsringe zusammen. Bei frischen Puppen kann man sich leicht überzeugen, daß, sobald sich dieselben bewegen, über der Trennungslinie der Körpersegmente im Flügel und auf der Puppenhülle Vertiefungen entstehen und die Frage liegt nahe, ob vielleicht dadurch die Verteilung der Säfte im Flügel und durch diese die Zeichnungsanlage beeinflußt werden könnte.“ (Gräfin LINDEN.) In manchen Fällen scheint ein solcher Zusammenhang zwischen der Gliederung der Puppe und der Verteilung dunkler und heller Binden auf dem Flügel ganz unverkennbar zu bestehen. In besonders auffallender Weise läßt sich dies bei Bombyciden konstatieren. An der Puppe von *Bombyx lanestris* entspricht beispielsweise die erste Furche zwischen 3. und 4. Hinterleibsring dem schmalen weißen Bande, welches in der Nähe des Außenrandes quer über Vorder- und Hinterflügel läuft (Fig. 5), während über dem Vereinigungspunkt der beiden anderen Furchen der weiße Fleck am Eingang der Diskoidalzelle zur Ausbildung kommt.

Die dunklen Binden erscheinen nach Gräfin LINDEN jedesmal an Rändern und Furchen. Im übrigen bietet *Gastropacha quercus* ein Beispiel dafür, daß die Längsadern nicht mindere Bedeutung für die Ablagerung der Pigmente besitzen als die Queradern. Nach den beistehend reproduzierten Abbildungen (Fig. 5 d und e) von Gräfin LINDEN finden sich nur in einem gewissen Entwicklungsstadium schwache Andeutungen dunkler Querbinden, während zugleich reichlich dunkle Schuppen an den Grenzen der großen Längsadern auftreten. Solch Längszeichnungen kommen nun auch bei anderen Schmetterlingen vor (Papilioniden, Danaiden). Der größere Teil der *Machaon*-Gruppe erscheint in der Weise längsgezeichnet, daß sich auf den Längsadern eine mehr oder weniger dunkle Beschuppung bildet. Es kann daher auch nicht verwundern, daß es Autoren gibt, welche gerade diesen die größte Bedeutung zuschreiben. So ist L. v. MEHELY (Verhandl. d. 8. internat. Zool.-Kongr. 1912, p. 343) der Ansicht, daß die Pigmentablagerung hauptsächlich durch den Verlauf der bleibenden Längsadern der Flügel bedingt wird und CHR. SCHRÖDER kam schon viel früher zu der Ueberzeugung, „daß die ursprüngliche Zeichnung auch bei den Lepidopteren der Richtung der Längsadern entsprechend angelegt gewesen ist“. Bei gewissen durch Temperatureinflüsse erzielten Variationen von *Abraxas grossulariata* tritt ihm zufolge „die Mehrbildung an (schwarzem) Pigment auf den Längsadern über den querbindenartigen weißen Grundfarbenresten als Flecken, oder öfter als (unregelmäßige) Längslinien auf“.

Gräfin LINDEN will auch die Bildung und Anordnung der Augenflecken bei *Vanessa Io* und *Saturnia pavonia* auf die schon an der äußeren Oberfläche der Puppenhülle hervortretenden besonderen Reliefverhältnisse der Flügel zurückführen und zwar so, daß die hellen Schuppen auf vertieften, die dunklen auf erhöhten Stellen zu beobachten sind; zieht man die Schuppen von dem Puppenflügel einer ausgefärbten *Vanessa* vorsichtig ab, so erkennt man auch auf der Flügelmembran selbst erhabene und vertiefte Stellen. Auch hier sind die im fertigen Flügel weiß gefärbten Stellen vertieft, die dunklen Ringe erhöht.

Mit Rücksicht darauf, daß wir über die chemische Natur der Schuppenpigmente bei den Vanessen am besten orientiert sind, erscheint es geboten, als weiteres Beispiel der Entwicklung der Zeichnungen auch diese noch etwas eingehender zu besprechen (Fig. 6 I—V).

In einem Stadium, wo noch keine Schuppen vorhanden sind, erscheinen die Flügel von *Vanessa levana* oder *urticae* als durchsichtige, von einem tracheenführenden

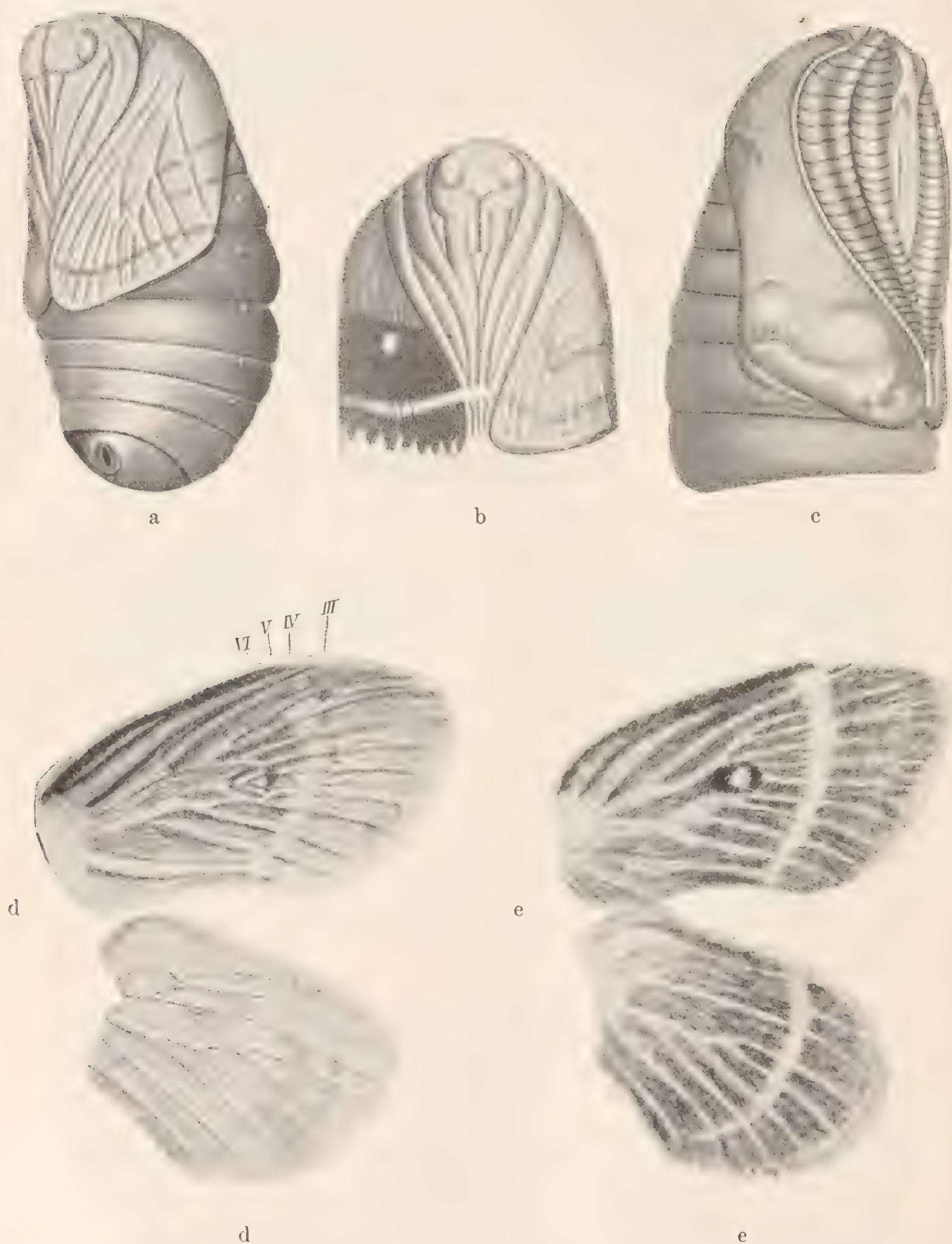


Fig. 5. a und b Puppen von *Bombyx lanestris.* Zusammenhang der späteren Flügelzeichnung mit der Segmentation. c Vorderteil einer Puppe von *Saturnia pavonia* mit dem Flügelrelief. d und e Entwicklungsstadien der Flügelzeichnung bei *Gastropacha quercus.*



Fig. 6. I—IV Verschiedene Stadien der Entwicklung der Flügelzeichnung bei *Vanessa urticae.* (Nach Gräfin M. v. LINDEN.)

Adernetz durchzogene Membranen, die aber schon gelben und roten Farbstoff einschließen, indem der von ihnen umschlossene Hohlraum gefärbte fettähnliche Tropfen enthält, die sich in Wasser lösen. Wenig später, wenn schon Schuppen entwickelt sind, erscheinen dieselben an sich noch ganz farblos und das Pigment findet sich nur an ihrer Basis angehäuft, derart, daß Rot hauptsächlich im Gebiete der Flügelwurzel verbreitet ist, sowie an allen den Stellen, wo in der Folge die schwarzen Querbinden auftreten. Im Laufe der Weiterentwicklung nimmt die Menge des Farbstoffes immer mehr zu, die Flügelmembran, sowie die Schuppen nehmen einen hellgelben Farbenton an, und nur an den später schwarzen Stellen erscheinen die letzteren grau. In demselben Maße wie das Pigment an der Schuppenbasis sich vermindert, sieht man im Innern Farbstoffkörnchen auftreten. Man erkennt dann an den Flügeln rotorange gefärbte Querbinden, die aber sozusagen nur Bruchstücke der schwarzen Flügelzeichnung des fertigen Falters darstellen und eigentlich nur Flecken bilden, die zunächst im Bereich der Mittelzelle auftreten. Es kommt im Verlaufe der Puppenentwicklung vielfach vor, daß Querbinden ursprünglich als Fleckenreihen angelegt werden, die später verschmelzen, es kann aber auch der umgekehrte Fall eintreten, daß aus anfänglich zusammenhängenden Querbinden Fleckenreihen werden, indem sich entweder nur einzelne Teile der Binden ausfärben und diese Teile dann hauptsächlich ins Auge fallen, oder aber daß sich Schuppen der Grundfarbe in der noch nicht ausgefärbten Binde entwickeln, wie es z. B. bei *Thais rumina* und *polyxena* der Fall ist. Der letztgenannte Falter bietet in bezug auf Farben- und Zeichnungsentwicklung besonderes Interesse (Fig. 7). Zu einer Zeit, wo die Membranen des Puppenflügels sich eben zu färben beginnen, ist man erstaunt über die Mengen von rotem Pigment, welches in denselben hauptsächlich zu beiden Seiten der Adern abgelagert ist. Demgemäß erscheint der ganze Flügel rötlich. Sobald dann das Pigment in die Schuppen eintritt, erscheinen auch die ersten Spuren der Zeichnung. Entlang den Stellen, wo das rote Pigment in der Flügelmembran aufgehäuft liegt, nehmen die Schuppen Orangefärbung an, außerdem entstehen an bestimmten Stellen karminrote Flecken. Die hauptsächlich die Nerven begleitenden orangenen Schuppen nehmen im weiteren Verlauf der Zeichnungsentwicklung immer mehr zu (besonders am Hinterflügel). Am Vorderflügel bemerkt man dann zunächst an der Diskoïdalzelle die schattenhaften Anfänge einer Zeichnung in Gestalt von 4 Querbändern, die sich später immer dunkler färben und nach dem Vorderrande zu verlängern. In der Folge nimmt die Entwicklung schwarzen Pigmentes von der Flügelwurzel her immer zu, bis schließlich das fertige Quermuster in Gestalt von 11 Binden ausgebildet ist.

Dieser Fall, wie auch die Pigmententwicklung an den Hinterflügeln von *Vanessa urticae* (Fig. 6) läßt wieder ganz deutlich erkennen, daß für die Ausbildung der Zeichnung nicht die Queradern von Bedeutung sind, die ja in vorgeschritteneren Stadien überhaupt fehlen.

Man erhält vielmehr durchaus den Eindruck, daß gerade die Längsadern hier eine wesentliche Rolle spielen. Es scheint mir überhaupt nicht fraglich, daß die Zurückführung der queren Musterung von Schmetterlingsflügeln auf das „*Podalirins*-Schema“ in der Ausdehnung, wie es Gräfin Linden in etwas gewaltsamer Weise durchzuführen bestrebt ist, ganz unmöglich ist.

Auch Chr. Schröder (329) hat sich mit Entschiedenheit gegen die Verallgemeinerung des Eimerschen Elf-Binden-Schemas ausgesprochen: „Dort, wo weniger als 11 Binden vorhanden sind, wird nach offenbarer Schätzung der ungefähren Lage der Binde die entsprechende Bezeichnung aus dem Schema (I—XI) entnommen, dort aber, wo mehr als 11 Binden beobachtet werden, werden deren mehrere

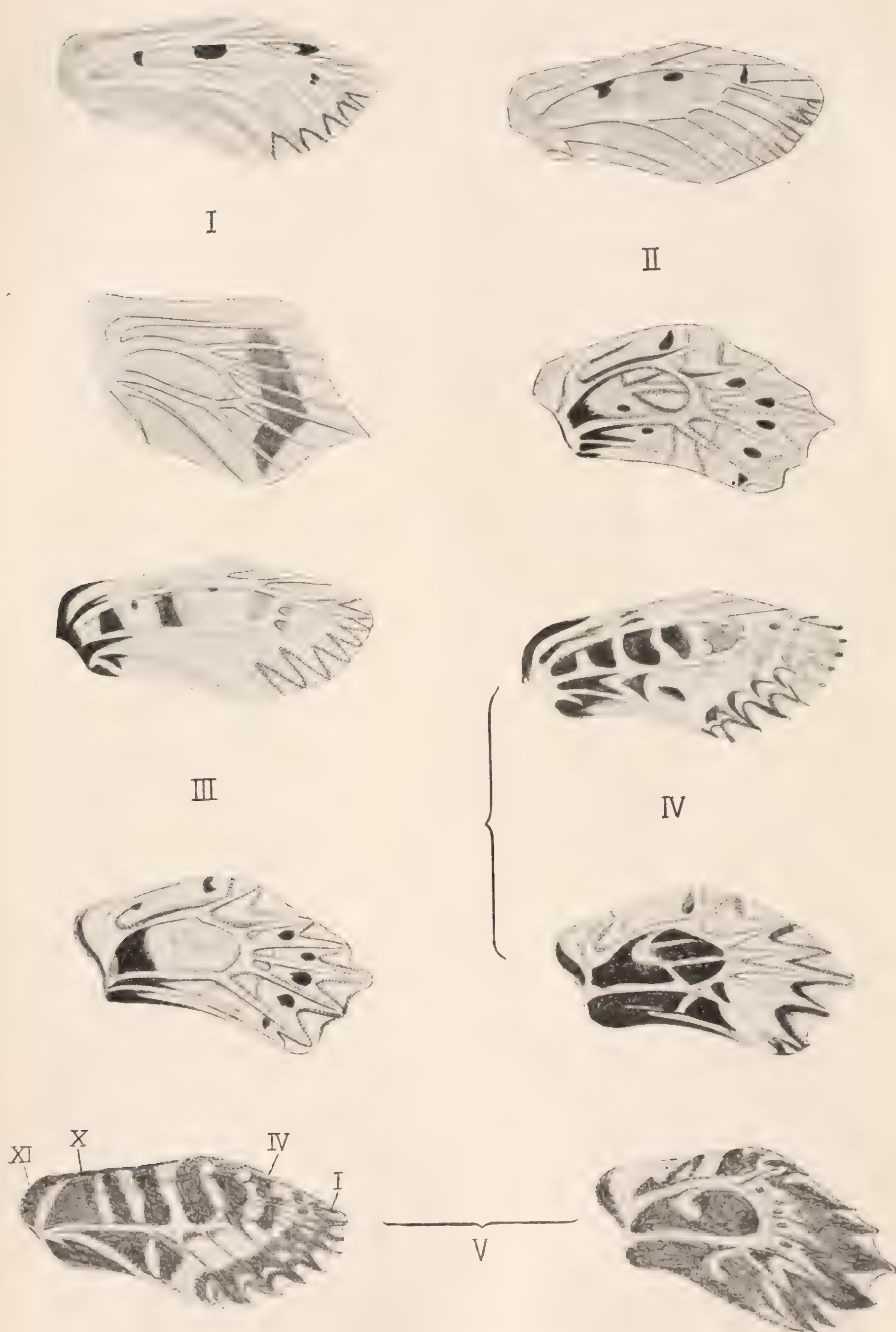


Fig. 7. *Thaïs polyxena*. Verschiedene Stadien der Entwicklung der Flügelzeichnung während der Puppenruhe. (Nach Gräfin M. v. LINDEN.)

ohne jede erkennbare Ursache vereinigt, obwohl im ersteren Falle selbst die leiseste Andeutung einer Binde herangezogen wird.“ . . . . „Es läßt sich die Zeichnung der Lepidopteren, ohne größere Willkür ausüben zu müssen, ebenso gut auf mehr, z. B. 14 Streifen zurückführen (*Eupithecia scabiosata*), indem bei dem Auftreten von weniger Querstreifen die fehlenden als unterdrückt betrachtet werden, wie auf weniger als 11 Binden beziehen, indem der Ueberschuß aus Teilung der zugrunde gelegten Binden abgeleitet wird.“ Schröder hat bei seinen Versuchen mit *Abraxas grossulariata* gefunden, daß die Rippen (Längsadern) bei den Veränderungen der Zeichnuug die wichtigste Rolle spielen und erblickt in diesem Verhalten einen Beweis für seine Ansicht, daß „die Zeichnung der Lepidopteren ursprünglich in wesentlicher Abhängigkeit von den Längsadern entstanden ist“ Zu dem gleichen Resultat gelangte auch Federley (73); er findet, daß die Schwärzung der Flügel bei *Lymantria dispar* und *Saturnia pavonia* immer von den Längsrippen ausgeht und sich tatsächlich erst allmählich über die Flügelfelder ausbreitet, weshalb die letzten Reste der hellen Grundfarbe immer internerval zu liegen kömmen.

Eine große Schwierigkeit für eine physiologische Erklärung der Flügelzeichnung bei den Schmetterlingen liegt, abgesehen von der Bindenbildung selbst, auch in dem Umstande, daß in der Mehrzahl der Fälle mehr oder weniger große Unterschiede zwischen Vorder- und Hinterflügeln, sowie zwischen Ober- und Unterseite bestehen, obschon doch die Ernährungsverhältnisse der beiden Flügelpaare oder gar der oberen und unteren Fläche eines und desselben Flügels kaum erheblich verschieden sein können. Wir werden daher immer wieder zu der Annahme geführt, daß ungeachtet der scheinbaren Gleichheit der ursprünglichen Schuppenanlagen von vornherein regionale Differenzen der Bildungszellen bestehen, die unabhängig von den gegebenen Ernährungsbedingungen die Entwicklung der bestimmten, für die Art charakteristischen Zeichnung bedingen. Worauf freilich diese Differenzen beruhen, bleibt vorläufig, wenigstens im physiologischen Sinne, dunkel.

Eine von Gräfin Linden am Puppenflügel von *Vanessa urticae* gemachte Beobachtung scheint mir in dieser Beziehung nicht ohne Interesse. Zu einer Zeit, wo an der Oberfläche des jungen Flügels noch keinerlei Farbenmuster zu erkennen ist und die Schuppen im durchfallenden Lichte noch farblos oder gelblich erscheinen, sieht man bei Beobachtung im reflektierten Licht, die später schwarze Schuppen tragenden Partien bläulich, während die zwischengelegenen später rotgelben Schuppen rötlich erscheinen. Worauf dies beruht, läßt sich ohne eigene Untersuchung nicht sagen. Gräfin Linden begnügt sich mit der kurzen Bemerkung, daß „les écailles diffèrent déjà de bonne heure dans leur constitution physique“.

Nicht anders liegen die Dinge auch bei anderen geflügelten Insekten. So finden sich unter den Neuropteren (*Myrmeleon*, Libellen) Arten mit so ausgeprägten Binden und Fleckenzeichnungen, daß man sie wohl mit Großschmetterlingen vergleichen kann. Die Farbstoffe liegen hier überall in der Flügelhaut selbst, ihre Wirkung wird jedoch oft durch aufsitzende Borsten und Härchen verstärkt. Neben düsteren, heller oder dunkler braunen Tönen findet sich aber

auch leuchtendes Gelb und Gelbrot. Alle Zeichnungen, die entweder aus kurzen Querstreifen oder aus längeren Binden bestehen oder endlich größere oder kleinere Fleckchen bilden können, lassen sich nach Gräfin LINDEN auf Pigmentstreifen zurückführen, die auf Queradern oder in deren nächster Umgebung entstanden sind, von da verbreitet sich der Farbstoff dann weiter auf die benachbarten Teile der Flügelmembran und oft bis in die Mitte der Flügelzellen. „Die in der Umgebung oder an Aderschnittpunkten entstandenen Striche oder Flecken werden häufig der Ort größerer Pigmentanhäufungen, und indem sich diese ausdehnen und mit benachbarten Flecken verschmelzen, entstehen aus den Längsstreifen und Fleckchen erster Ordnung breitere Binden oder größere Flecken. Nicht allen Epithelzellen des Flügels kommt indessen in gleichem Maße die Fähigkeit zu, Farbstoff in sich aufzuhäufen. An einzelnen Stellen des Flügels dehnen sich daher die pigmentierten Flecke sehr schnell aus, an anderen teilt sich dagegen der Farbstoff den die Adern begrenzenden und umgebenden Zellen nur langsam mit.“

Auch bei vielen Orthopteren treten ganz ähnliche Bindenzeichnungen auf. Die Abhängigkeit derselben von der Verteilung und Anordnung der Queradern ist nach Gräfin LINDEN besonders auffallend bei den Saltatoria und gleich deutlich bei den Acrididae wie bei den Locustidae und es kommt vor, daß alle Zeichnungsstufen auf einem Flügel zusammenliegen, von der Querstreifung bis zur Einfarbigkeit. In erster Linie scheinen die Queradern I. Ordnung den Ablagerungsplatz für die Pigmente zu bilden, es folgen in der Ausfärbung die Queradern II. Ordnung und die Längsadern, so daß allmählich ein Netz von kleinen dunklen Strichen entsteht. Schließlich dehnt sich die Pigmentierung auch auf die von den Adern begrenzten Flügelzellen aus und kann zu vollkommener Einfarbigkeit führen. Auch hier sind die durch hellere Zwischenräume getrennten Binden und Fleckenzeichnungen nur unter der Voraussetzung erklärbar, daß die einen Partien der Flügelfläche mehr, die anderen weniger zur Pigmentablagerung (Absonderung) neigen.

Wohl am deutlichsten von allen Insekten lassen die Ephemeriden (Pseudoneuroptera) die Abhängigkeit der Flügelzeichnung von der Aderung und besonders den Queradern erkennen.

Betrachtet man die Flügelzeichnung von *Potamanthus castaneus* (Fig. 8f), so sieht man fast die ganze Fläche von Querstrichelchen durchsetzt, nur in der Mitte der Vorderflügel fehlen an einer Stelle die Queradern und hier findet sich auch gerade kein Pigment, so daß ein helles Band entsteht. Eine ähnliche Abhängigkeit der Zeichnung von der Aderung läßt sich auch an den Flügeln der Subimago (Weibchen) von *Boëtis fluminum* feststellen und zwar ist es hier die Flügelwurzel, wo diese Verhältnisse besonders hervortreten. Dieselbe Art zeigt auch, welche Verschiedenheiten zwischen der Zeichnung der männlichen und weiblichen Subimago bestehen können. Das Weibchen hat einfach quergestreifte Flügel, während bei dem Männchen auf den Vorderflügeln 6 deutliche breite Querbinden hervortreten (Fig. 8c und e). Dementsprechend ist auch die Verteilung der Queradern bei beiden Geschlechtern eine verschiedene und zwar so, daß die hellen Zwischenbänder, welche beim Männchen die dunklen Binden voneinander trennnen, der Queradern fast völlig entbehren. (Gräfin LINDEN.)

Interessante Verhältnisse bieten auch die Hemiptera (Homoptera) (Fig. 8a). Bei den Fulgorinen finden sich noch zahlreiche Queradern und gleichzeitig,

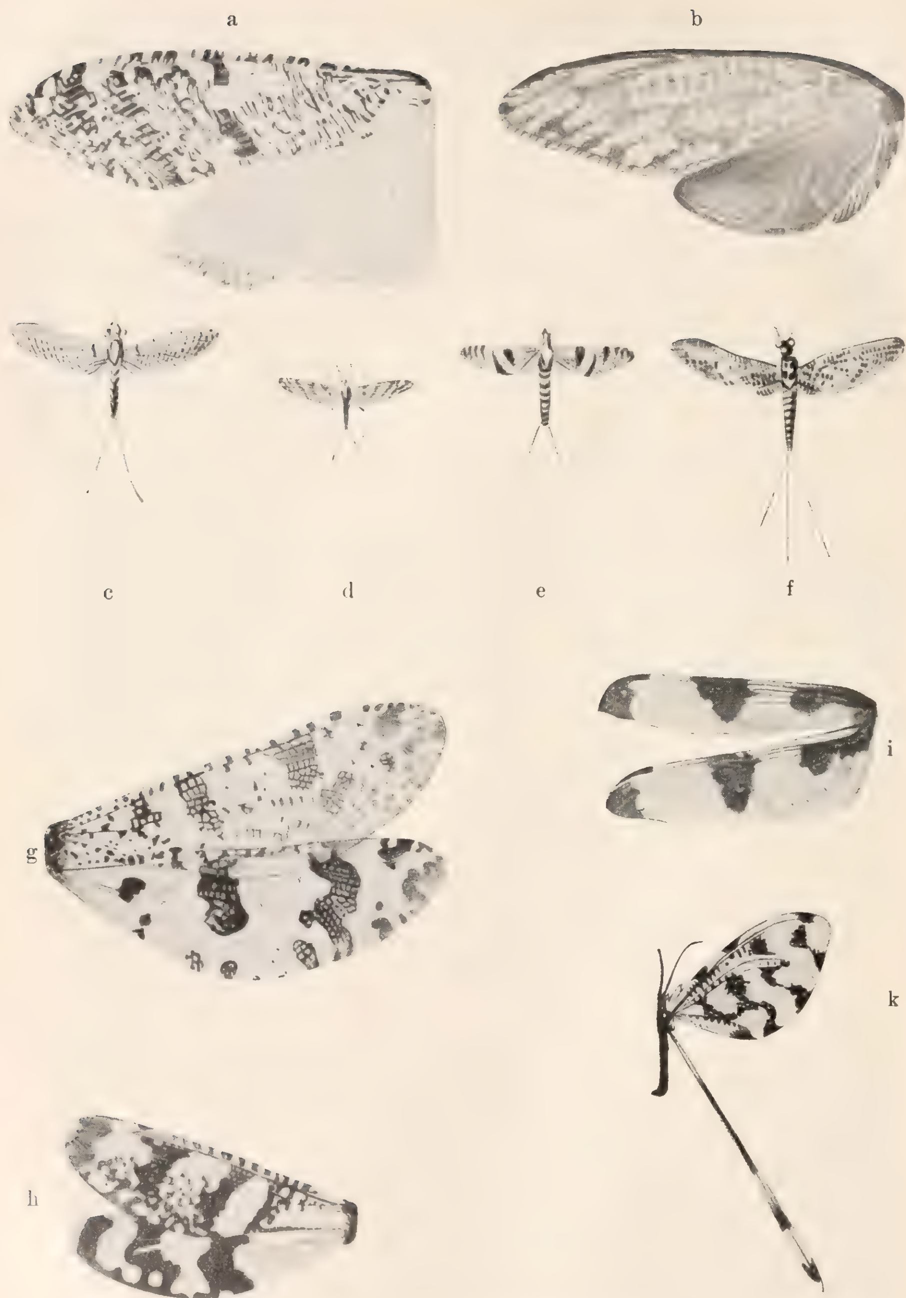


Fig. 8. Flügelpaar von a *Phenax variegata*, b *Platypleura sp.*, c *Boëtis fluminum* ♀ (aus PICTET, Ephemerines Pl. 18, Fig. 1), d *Cloë fasciata* (aus PICTET, Ephemerines Pl. 41, Fig. 4), e *Boëtis fluminum* ♂, f *Potamanthus castaneus*, g *Myrmeleon speciosus*, h *Myrmeleon* sp., i *Libellula pulchella*, k *Nemoptera kora*. (Nach Gräfin M. v. LINDEN.)

wie es bei ursprünglichen Formen zu erwarten ist, eine aus kürzeren oder längeren mehr oder weniger zu Binden vereinigten Strichen bestehende Zeichnung. Bei den Cicaden schwinden die Queradern bis auf wenige ganz und hinterlassen nur kleine Querfältchen auf den Flügeln der Imagines. Die Elemente der Zeichnung, die bei den Fulgorinen noch den Queradern entsprachen, stehen hier in der gleichen Beziehung zu den Flügelfältchen. So bleibt bei *Platypleura* spec. (Fig. 8 b) sehr schön die aus schmalen Querstreifen bestehende Zeichnung erhalten, es tritt aber auch schon sehr ausgesprochen die Neigung zur Entwicklung von Binden an bestimmten Stellen des Flügels hervor und zwar dort, wo Queradern auch im Flügel der Imago erhalten bleiben. Von diesen Binden liegt die erste auf dem Seitenrande des Flügels und besteht aus einer Reihe dunkler Flecken, die sich an den Endpunkten der Längsadern befinden; die 2. Binde wird in ihrer Lage durch eine Reihe von Queradern bestimmt, die die Seitenrandzellen nach innen begrenzen; die 3. Binde verläuft im Zickzack und liegt über den durch Queradern verbundenen, eine gebrochene Linie darstellenden Aesten der Radialadern. Diese Beziehungen der Binden zu bestimmten Stellen des Flügelgeäders treten noch deutlicher bei manchen anderen Formen hervor, deren Flügel fast vollkommen pigmentfrei und durchsichtig werden (vgl. Fig. 9a, b). Auch bei allen Dipteren (Fliegen) bestehen die vorkommenden Zeichnungen aus einer Pigmentierung der Queradern und der Flügelhaut in deren nächster Umgebung. Entsprechend der starken Reduktion des Flügelgeäders sind die Zeichnungselemente hier in der Regel nur wenig zahlreich. (Gräfin LINDEN.)

Ueber die Entwicklung der (Ober-)Flügelzeichnungen bei Käfern liegen nur wenige Untersuchungen vor, was um so mehr zu bedauern ist, als es sich hier um einen Fall handelt, wo Färbung und Zeichnung meist (ob immer?) erst nach dem Verlassen der Puppenhülle allmählich hervortritt. JACOBSON (174) beobachtete den Ausfärbungsvorgang nach dem Verlassen der Puppe bei verschiedenen Coccinelliden- und Chrysomeliden-Arten und fand, daß die konstanten Flecken zuerst auftreten, und daß ontogenetisch die helle Färbung bei den bunten Käfern die primäre ist. Die dunkelste Varietät einer Art durchläuft bei der Ausfärbung nacheinander die Stadien der helleren Varietäten und zwar zunächst der hellsten, dann der gefleckten, der quergestreiften, um zuletzt in das Stadium der einfarbig dunklen Form zu treten. ESCHERICH (71) hat gezeigt, daß die 4 Zeichnungstypen der Gattung *Zonabris* auf 3 von der Flügelbasis zum Apex verlaufende und in deutlicher Beziehung zur Lage der Haupttracheenstämme stehende Längsstreifen zurückzuführen sind. SCHRÖDERS Untersuchungen (332) an einem reichen Material von Coccinelliden (besonders *Adalia*) haben zu gleichen Ergebnissen geführt. Doch kommen demungeachtet auch zahlreiche Fälle vor, die mit der von M. v. LINDEN angenommenen Urzeichnung: Punkte und Strichelchen auf den Queradern, übereinstimmen.

Wenn nun die eben besprochenen Tatsachen zugunsten der Annahme zu sprechen scheinen, daß bei sehr vielen Insekten die Flügelzeichnungen, soweit sie auf Pigmentablagerung beruhen, durch die Anordnung und den Verlauf der Queradern bedingt werden, so ist dies doch sicher nicht ausnahmslose Regel und Gräfin LINDEN hat selbst mehrereFälle beschri eben, die sich dem von ihr angenommenen Schema nur sehr gezwungen einordnen lassen. Es fehlen auch, wenn man von dem immer wieder herangezogenen „einzigen“ Fall von *Pap. Podalirius* absieht, noch durchaus genauere Untersuchungen über die Entwicklung der Flügelzeichnung in ihrer Beziehung zu der des Geäders.

Stellt man sich auf den Standpunkt, daß die Pigmente (Chromogene) den Schmetterlings- sowie auch anderen Insektenflügeln durch

die Rippen (Adern) zugeführt werden, so genügt es, wie man leicht sieht, nicht, diese letzteren sozusagen als die alleinige Grundlage der Zeichnung zu betrachten, denn in diesem Falle würden sich ganz andere Muster ergeben, als wir sie wirklich finden, sondern man sieht sich in Anbetracht „der ohne weiteres durch Beobachtung zu erhebenden, so oft vorhandenen, rhythmischen Wiederholung der Binden, bei deren oft schnurgeradem oder sonst auffälligem Verlauf, bei ihrem oft vorhandenen Funktionieren als Trennungslinien ganz verschieden pigmentierter und gezeichneter Flügelgebiete gezwungen zu der



Fig. 9. a *Dindubia imperatoria,* b *Dindubia obtecta.* (Nach Gräfin M. v. Linden.)

weiteren Annahme besonderer lokaler Gesetze für den Auslaß des Pigmentes aus den Adern und seine Weiterverbreitung, wobei die gelegentlich augenscheinliche völlige Unabhängigkeit der Zeichnungen von dem Aderverlauf ein besonders vererbtes, von diesem Aderverlauf unabhängiges Verteilungsgesetz involvieren würde, dem sich die Verteilung der Auslaßstellen in den Adern unterordnet“ (Gebhardt, 119).

b) Die Theorie von Gebhardt.

Gebhardt hat in einem sehr bemerkenswerten Vortrag die Ansicht ausgesprochen, „daß außer der zweifellos vorhandenen, phylogenetisch direkt wichtigsten Beeinflussung der Flügelzeichnung durch die Rippen auch von ganz anderen Faktoren abhängige lokale, epigenetische Regulationsvorgänge die Verteilung des Zwischenrippenpigmentes mit Wahrscheinlichkeit bewirken“. Er knüpft seine Betrachtungen an die

rhythmischen Fällungsvorgänge bei den LIESEGANGschen Niederschlagsphänomenen in Gelen an, die gewissen Schmetterlingszeichnungen oft in geradezu verblüffender Weise gleichen. Es mag nicht unerwähnt bleiben, daß auch Gräfin LINDEN schon 1902, ohne aber direkt an die LIESEGANGschen Untersuchungen zu erinnern, es für „nicht ausgeschlossen" erklärte, „daß mancher farbige Fleck im Flügel durch Diffusion der Farbstoffe darunterliegender pigmentierter Organe hervorgerufen werden kann". Wenn Lösungen zweier Stoffe, die miteinander einen amorphen oder kristallinischen Niederschlag geben, in einem kolloïdalen Medium aufeinander wirken, so bilden sich bekanntlich in regelmäßigster Weise geschichtete Ablagerungen, die für die Theorie der Entstehung geschichteter Strukturen organischer Gebilde von größter Bedeutung sind.

Nehmen wir zunächst Systeme mit einem runden Erregungszentrum, wie sie beispielsweise gegeben sind, wenn man einen Tropfen Silbernitratlösung auf eine frisch gegossene, erstarrte, ein Chromsalz enthaltende Gelatineplatte bringt, so entstehen konzentrische Ringe um den Tropfen herum, welche abwechselnd durch Zonen maximalen und minimalen Niederschlages hervorgerufen sind. (Bezüglich der Theorie dieser Erscheinung sei auf dies. Handb., III, 1, p. 453 f. verwiesen.) Zahl und Abstand dieser Ringe sowie deren Ausbreitung sind je nach Umständen außerordentlich wechselnd. Als Regel darf gelten, daß vom Zentrum der Reaktion aus der Abstand der Ringe mehr und mehr zunimmt (Fig. 10a, b). Wendet man Gemische zweier verschiedener niederschlagbildender Substanzen an, so können sich auch verschiedene Ringstysteme, von einem und demselben Zentrum ausgehend, miteinander kombinieren und miteinander interferieren, so z. B. wenn die gechromte Gelatine kochsalzhaltig war. Dann liegen zwischen je zwei dickeren Chromatringen mehrere sehr feine, die aus Chlorsilber bestehen (Fig. 10c). Sehr oft machen sich die rhythmischen Niederschläge erst in einer gewissen Entfernung von der Grenze des aufgesetzten Tropfens bemerkbar (Fig. 10b). Bisweilen entstehen durch radiäre, verschieden weit peripheriewärts vordringende Störungen, namentlich in feinen Ringsystemen eigentümliche „geflammte" Zeichnungen, wie sie z. B. die in Fig. 10d dargestellte Chlorsilberniederschlagsplatte zeigt. Mit sehr kleinen Tropfen gelingt es bisweilen, ein Reaktionsbild zu erzeugen, welches statt der vielen, scharf konturierten Niederschlagsringe scheinbar nur einige wenige sanft getönte, breitere Ringe aufweist, die sich teils mit scharfen Konturen gegeneinander oder gegen das Zentrum absetzen, teils auch allmähliche Uebergänge und Schattierungen aufweisen (Fig. 10e). Wenn die Reaktionszone nicht rund begrenzt ist, sondern geradlinig oder ganz unregelmäßig ist, indem man beispielsweise das Silbernitrat in beliebigen Linienfiguren auf den chromierten Gelatinegrund aufträgt, so entstehen die Niederschlagslinien in Gestalt von Aequidistantensystemen nach innen und außen von den Silbernitratkurven oder Polygonen (Fig. 11). Ueberschreiten dabei die Linien gewisse Winkelgrenzen, so kommt es unter gewissen Bedingungen zu einer linienförmigen, scharf begrenzten Unterbrechung der zwischen ihnen liegenden Aequidistantensysteme, welche in dem Winkel selbst ihren Anfang nimmt und denselben annähernd halbiert (Fig. 11 a, b). Sehr mannigfaltig gestalten sich die Erscheinungen, wenn zwei oder mehrere Reaktionszentren so nahe beieinander liegen, daß die von ihnen erzeugten Streifensysteme sich begegnen. Die Tropfen sollen zunächst einmal gleich groß und in solcher Entfernung voneinander gleichzeitig aufgesetzt sein, daß erst nach Erzeugung einer größeren Zahl von Ringsystemen ihre Areae zusammentreffen (Fig. 12a). Wir sehen dann, daß normalerweise kein Ueberschneiden der Ringe eintritt, sondern daß sie zunächst unter schärfer, nachher unter sanfter gekrümmtem Kurvenverlauf schließlich als Lemniskaten und eventuell selbst gemeinsamen Ellipsen- oder Eikurven ineinander übergehen, ganz ähnlich wie die Kurven

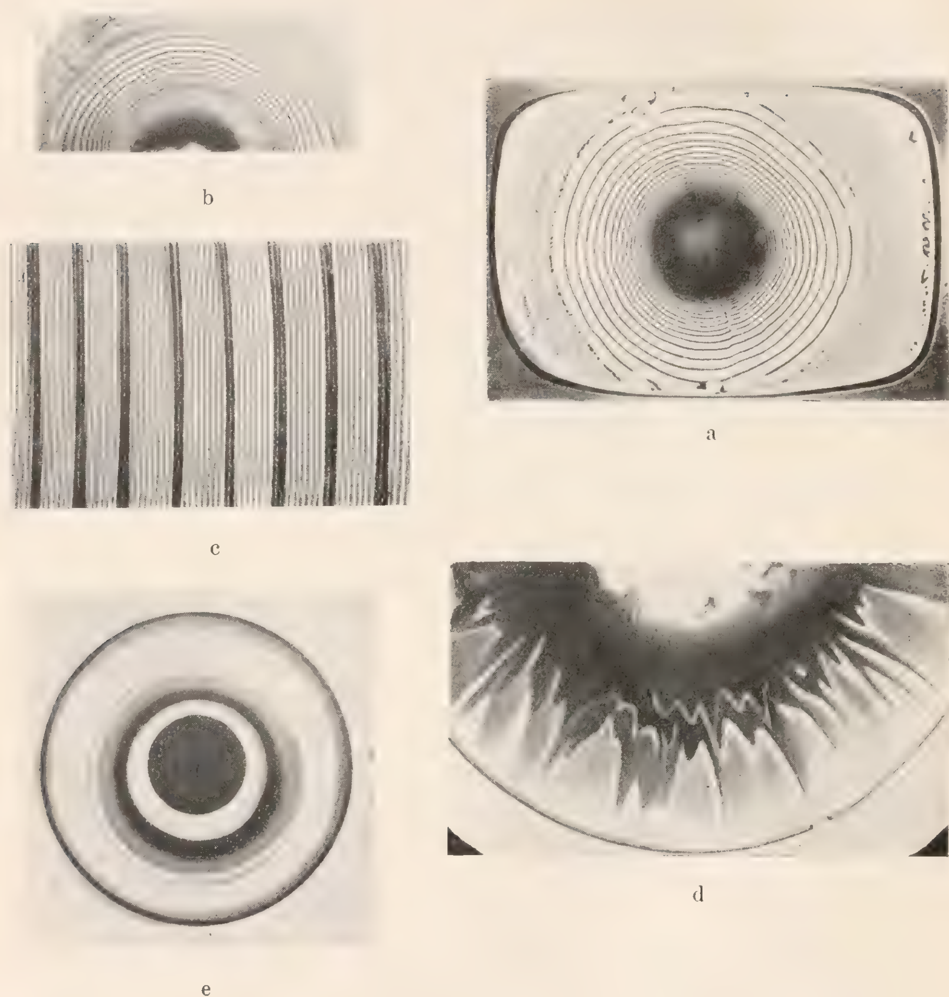
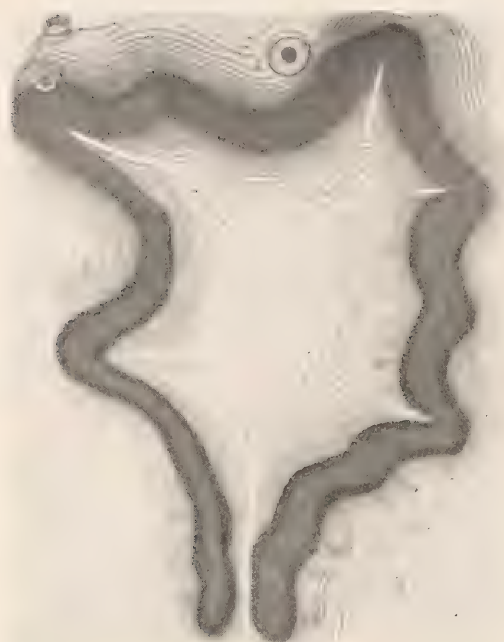


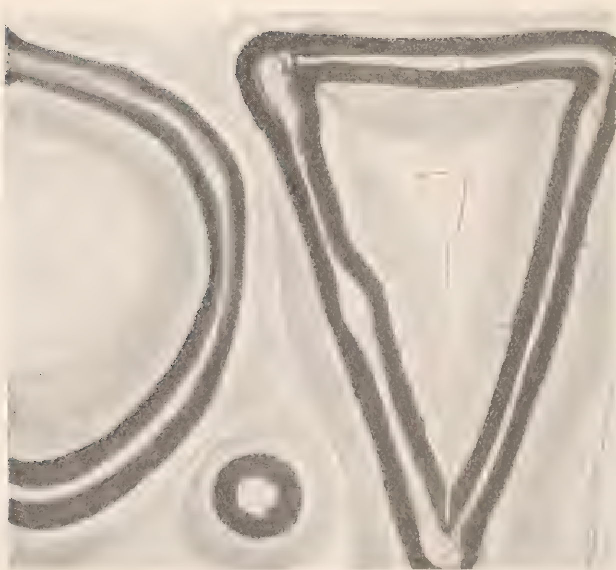
Fig. 10. LIESEGANGsche Figuren. (Nach GEBHARDT).

auf Achsenbildern zweiachsiger Kristalle. Liegen die Tropfen so nahe, daß sie zusammenfließen, so wird das so entstandene oblonge Zentrum von gemeinsamen Niederschlagskurven umschlossen, die sich nach außen hin immer mehr der Kreisform nähern. Sind die ursprünglichen Tropfen etwas weiter entfernt, so kommt es zwischen ihnen zur Ausbildung einer mehr oder weniger scharf begrenzten, spindelförmigen Zone, die vom Niederschlage ganz frei bleibt und senkrecht zur Verbindungslinie der Tropfenmittelpunkte steht (Fig. 12b, c). Bei mehreren Zentren entstehen auf diese Weise ganz scharf voneinander abgegrenzte und je nach Umständen gemeinsam oder einzeln rhythmisch umringte Flecken (Flg. 12b).

Ist ein ganz kleines Reaktionszentrum innerhalb eines Gebietes konzentrischer Niederschläge vorhanden, so erreichen es dieselben nicht, sondern es zeigt sich von einem eigenen hellen, niederschlagsfreien, kreisförmigen Hofe umgeben. Die großen Niederschlagskurven erscheinen durch diesen lokal unterbrochen. Bisweilen umgibt den hellen Hof eine mit ihnen zusammenhängende schmale Zone dichten Nieder-



a



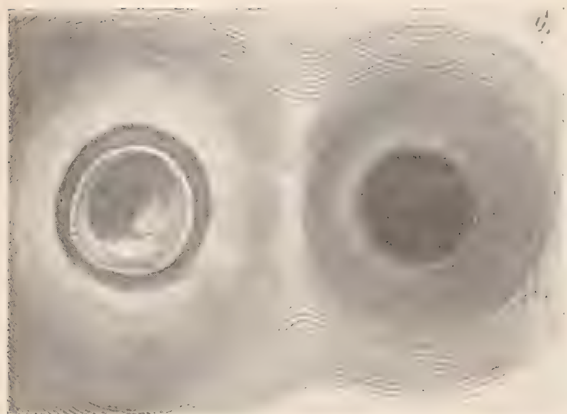
b

Fig. 11. LIESEGANGsche Figuren. (Nach GEBHARDT).

schlages (Fig. 11 a). Setzt man statt des kleinen Zentrums in einem Gebiet konzentrischer Verbreitung einen radiären Strich gleichartiger Beschaffenheit mit dem anderen Zentrum, so entstehen entsprechend lineäre Niederschlagszonen.

Werden zwei aufeinander mit Niederschlagsbildung reagierende Lösungen (etwa $AgNO_3$, Chromsalz oder NaCl andererseits) in getrennten Tropfen auf eine gewöhnliche Gelatineplatte aufgesetzt, so kommt es an der Stelle des Zusammentreffens zur Bildung einer feinen Linie, die bei gleicher Größe der Zentren und gleicher Diffusionsgeschwindigkeit gerade, anderenfalls aber konkav gekrümmt gegen die rascher vordringende Substanz verläuft, oder es entstehen spindelförmige, scharf umgrenzte Niederschlagsgebiete oder schließlich auch Ringe und rhythmisch sich wiederholende Linien mit wechselnden Krümmungsverhältnissen, immerhin aber stärkere Konkavität nach dem stärker wirkenden Diffusionszentrum hin (Fig. 12 d, e).

Dies ist im wesentlichen das Tatsachenmaterial, mit welchem Gebhardt rechnet und auf das er seine Schlußfolgerungen stützt. Man wird nicht leugnen können, daß zwischen diesen Liesegangschen Figuren und gewissen Schmetterlingszeichnungen eine oft außerordentlich überwachende Aehnlichkeit besteht. So finden sich rhythmische Pigmentverteilungen in großer Mannigfaltigkeit sowohl auf der Ober- wie Unterseite der Flügel vieler Papilioniden und Uraniden, namentlich aber bei *Brahmaea*-Arten (Fig. 13). „Man trifft da sowohl von der Flügelwurzel wie vom Rande aus rhythmische Pigmentverbreitungen, die sich voneinander und von den auch vorhandenen diffusen durch helle scharfe Trennungszonen absetzen; man kann vom Rande her die Zusammensetzung der Randfleckenzentren zu achatartigen Zeichnungen studieren wie im Schema". Auf der Unterseite vieler *Caligo*-Arten (Fig. 14 a) sieht man wieder ungestörte und gestörte rhythmische Pigmentierungen, außerdem aber auch gezackte Flammungen und Augenflecken verschiedener Art. Solche sind auch bei sehr zahlreichen anderen Schmetterlingen in außerordentlicher Mannigfaltigkeit und oft erstaunlicher Zahl zu finden. Viele Papilioniden und *Ornithoptera*-Arten zeigen zwischen den Adern der Vorderflügel und den mit ihnen gleich pigmentierten Zwischenadergebieten hellere oder selbst durchsichtige Höfe oder Trennungszonen (Fig. 14 d, e), welche Gebhardt darauf zu beziehen geneigt ist, „daß eine diffuse Verbreitung mindestens des einen Pigmentfaktors vorher stattgefunden hat und bei der definitiven Pigmenterzeugung sich Adern und Zwischenaderngebiete als Gebiete gleicher Reaktion voneinander durch Trennungszonen abgeschieden haben". So wird auch die Zeichnung des Vorderrandgebietes am Vorderflügel von *Papilio Polycestes* (Fig. 14 g) so gedeutet, „daß eine Anzahl Pigmentverbreitungszentren an den Rippen nahe dem Vorderrande gelegen sind, welche sich durch scharfe Trennungsgebiete gegenseitig in ihrer Verbreitung parallel zum Vorderrande beschränkt haben. Auch die Gestalt der hellen Streifen zwischen den schwarzen Quadraten entspricht dieser Auffassung." Eine bei Arten aller Schmetterlingsgruppen weitverbreitete Zeichnung wird durch eine dem Rande im wesentlichen parallele Querbinde dargestellt, die Gebhardt als „entstanden durch Reaktion des großen kombinierten Randzentrums auf das ihm entgegen diffundierende kombinierte Flügelflächenzentrum" auffaßt (Fig. 15 a—d). Die bei den Schwärmern häufige Binde, „welche das Vorderrandgebiet enger oder weiter von der Vorderflügelspitze bis zur Flügelwurzel in nach hinten mehr oder weniger weit ausbiegendem

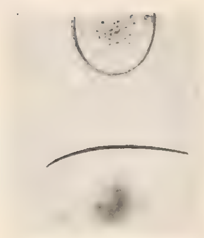


a

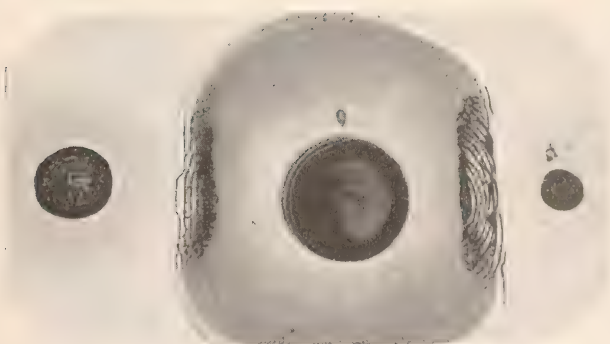


b





d



e



c



f

Fig. 12. LIESEGANGsche Figuren. (Nach GEBHARDT.)

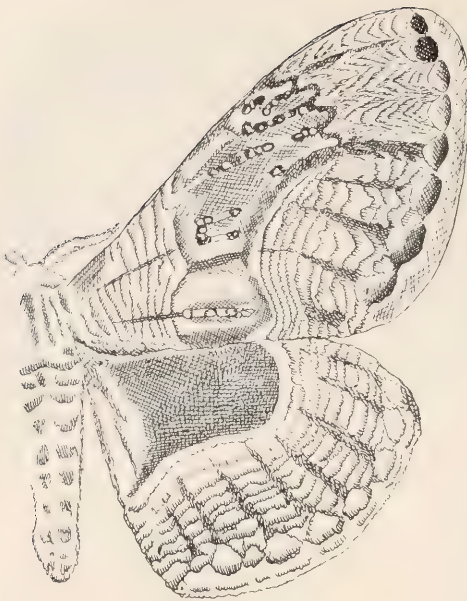


Fig. 13. Oberseite von *Brahmaea Wittei*. (Nach Gebhardt.)











Fig. 14. a *Caligo Achilles*, Unterseite, b *Urania Leilus*, Unterseite, c *Nyctalemon Patroclus*, Unterseite, d *Ornithoptera Rhadamanthus*, e Vorderflügel von *Papilio Memnon*, f Vorderflügel von *Papilio Polycestes*. (Nach Gebhardt.)

Verlauf von dem übrigen Flügelgebiet abgrenzt", stellt für GEBHARDT „das Reaktionstrennungsgebiet zwischen dem kombinierten Vorderrandzentrum und den übrigen Flügelzentren dar".

An dem abgebildeten Beispiel (*Dupo fasciatus*) (Fig. 15 f) scheint eine solche Deutung besonders naheliegend. „Da ist das Vorderrandgebiet gegen den ganzen übrigen Flügel durch einen bogenförmigen, nach hinten konvexen Streifen abgesetzt, der sich spitzwinklig mit einem anderen kreuzt, welch letzterer die Trennungszone zwischen Flügelfläche und Seitenrand darstellt, übrigens durch die mehrfache Anlage gut charakterisiert ist, während sein hinterer Abschnitt plus dem Spitzenteil des

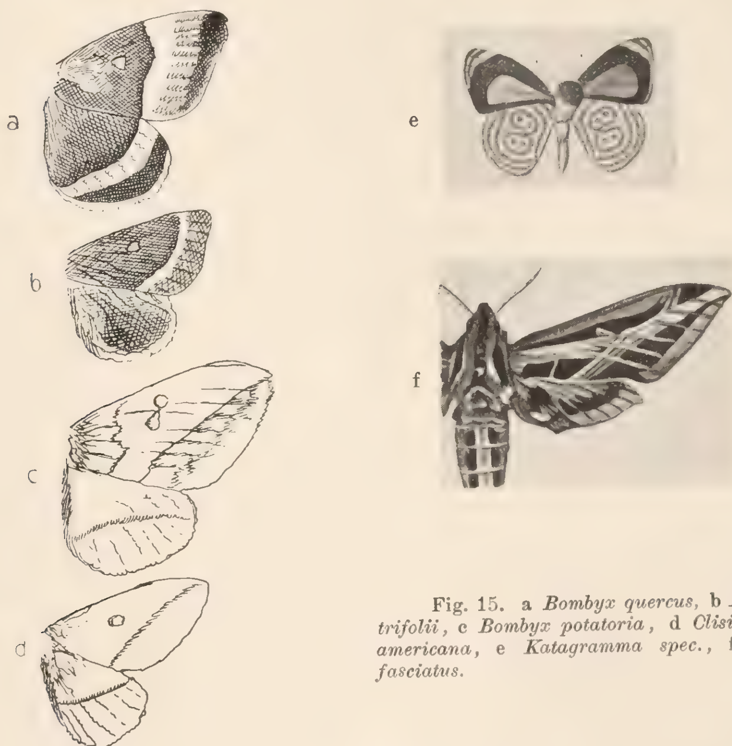


Fig. 15. a *Bombyx quercus*, b *Bombyx trifolii*, c *Bombyx potatoria*, d *Clisiocampa americana*, e *Katagramma spec.*, f *Dupo fasciatus*.

vorigen dem bei vielen Schwärmern so auffallend ausgeprägten und auch oft verdoppelten oder rhythmisch wiederholt schon erwähnten Schrägstreifen entspricht. Dazu kommt ein Teil der als Trennungsstreifen hell gebliebenen Rippen und anderes mehr, so daß hier fast alle typischen Pigmentzentra in ihren gegenseitigen Wirkungen manifest werden." GEBHARDT.)

Wenn es so scheinen könnte, als ob die GEBHARDTsche Theorie sehr wohl begründet wäre, so dürfte doch vorläufig noch dringend Vorsicht geboten sein, und es werden alle Gründe für und wider eine scheinbar so außerordentlich einfache mechanistische Deutung der Flügelzeichnung auf das genaueste abzuwägen sein. Nach der Auffassung GEBHARDTS stellt ein Schmetterlingsflügel zur Zeit der Entstehung der Flügelzeichnung „eine dünne Lage von Kolloïden zwischen

zwei, wohl im wesentlichen als indifferent anzusehenden Chitinplatten dar". Schon gegen diese Aufstellung lassen sich schwerwiegende Bedenken nicht unterdrücken. Wenn man die Ontogenie der Flügel berücksichtigt (vgl. dies. Handb., III, 1, p. 892 ff.), so ergibt sich, daß jeder ursprünglich aus zwei sich dicht berührenden Zellschichten besteht, die später durch einen Spaltraum getrennt werden, der sich mit Blut (Hämolymphe) füllt. So ist es auch noch, wenn schon die Schuppenbildungszellen differenziert sind (l. c. p. 893, Fig. 225).

Man hat es also jedenfalls nicht mit einer einheitlichen Platte von Kolloïden, sondern mit zwei oder eigentlich vier Zellschichten zu tun, die durch Blut voneinander getrennt erscheinen, welches sicher nicht als ruhend gelten kann, sondern in beständigem Wechsel begriffen ist. Man wird daher auch mit dieser Blutschicht nur insofern rechnen können, als sie chromogene Substanzen zuführt, ohne selbst am Zustandekommen des Farbenmusters beteiligt zu sein. Wesentlich sind hierfür nur die zwei Zellschichten, welche die Grundlage der miteinander schließlich nahezu verschmelzenden Flügelmembranen bilden.

Nun stünde ja an und für sich nichts im Wege, eine solche flächenhaft ausgebreitete Zellschicht als kolloïdales Substrat für etwaige Diffusionsvorgänge zu betrachten. „Die Zellgrenzen spielen für eine solche Betrachtung keine Rolle." Ich kann es aber nicht „für eine diesbezügliche falsche Fragestellung" halten, wenn man fragt, warum nicht alle Zellen wahllos von der Pigmentierung ergriffen werden, sondern eben nur die Schuppenmutterzellen. Wenn es richtig ist — und es sprechen dafür sehr gewichtige Erfahrungen —, daß die Schuppenpigmente vom Blute aus zugeführt werden, so müßten sie von den Bildungszellen nach Maßgabe der Farbe und des Zeichnungsmusters gewissermaßen ausgelesen oder wenigstens umgebildet werden, was sich eben nur so begreifen läßt, daß diese Zellen ihrer spezifischen Natur nach verschieden sind. Inwieweit dann noch im Schuppenhohlraume oder in der Schuppenmembran weitere Pigmentmetamorphosen sich abspielen, ist eine Frage für sich. Nur so ist es zu verstehen, daß eng benachbarte Schuppen verschieden gefärbt erscheinen. Der Beispiele hierfür gibt es unzählige, ja man darf behaupten, daß es kaum einen kleinsten Bezirk auf einem Schmetterlingsflügel gibt, der nicht, trotz anscheinend gleichartiger Färbung, verschieden gefärbte Schuppen enthielte. Ich erinnere hier nur an die gelbgrünen Zeichnungen auf der Unterseite der Hinterflügel von *Anthocharis cardamines* (Aurorafalter), welche vielfach auf ein einheitliches grünes Pigment zurückgeführt wurden. In Wirklichkeit handelt es sich aber um eine Mischfarbe, erzeugt durch gleichmäßige Nebeneinanderlagerung satt kanariengelber mit schwarzen (resp. graubraunen) Schuppen (M. Baer l. c.).

Mayer (l. c.) gibt an, daß alle Farben der Schmetterlinge außerordentlich unrein sind und daß alle ein bedeutendes Prozent Schwarz enthalten. So ergab z. B. eine Untersuchung der weißen Farbe auf der Oberseite von *Pieris rapae* folgendes Resultat: 17 Proz. Schwarz, 13 Proz. Smaragdgrün, 10 Proz. Zitronengelb und 60 Proz. Weiß. Alle dunkleren Farben, wie Braun und Grau, haben dagegen einen viel größeren Gehalt an Schwarz.

Es ist nicht abzusehen, wie etwas derartiges durch einen Diffusionsprozeß zustande kommen sollte. Vielmehr weist alles auf spezifische Unterschiede der einzelnen Schuppenzellen hin, und ich halte in der Tat „die Annahme außerordentlich spezialisierter Lokalisationsfaktoren“ für die unabweisbare Folge dieser Tatsachen. Wie soll man sich nun aber erst vom Standpunkte der GEBHARDTschen Hypothese aus die oft so außerordentlich auffallenden Unterschiede zwischen Färbung und Zeichnung der Ober- und Unterseite der Flügel erklären? Hier bleibt doch offenbar gar nichts anderes übrig, als zwischen den beiden „kolloïdalen Platten“ präexistente Verschiedenheiten anzunehmen, die nur in spezifischen Unterschieden der einzelnen Schuppenbildungszellen ihre Ursache haben können. Alles scheint mir dafür zu sprechen, daß wir es bei den Schuppenbildungszellen mit einzelligen Drüsen zu tun haben, die nicht nur in dem Sinne spezifisch geartet sind, daß sie ein an sich farbloses Chitingebilde von oft außerordentlich komplizierter Form und Struktur bilden, sondern auch dessen nicht minder charakteristische spezifische Färbung bedingen. Die nach GEBHARDTS Meinung „unvorstellbare“ Annahme einer erblichen Rollenverteilung an die einzelnen Zellen für die Zeichnungsentstehung ist nicht nur möglich, sondern, wie ich glaube, die einzig mögliche. Nach GEBHARDT sind es „die von Zellgrenzen unabhängigen Bahnen und Verhältnisse, welche die Pigmentfaktorenverteilung besorgen: die Lage zu den Adern und deren Abgabestellen, die Zugänglichkeit für Sauerstoff, die relativen Entfernungen der Erregungszentren usw.“. Daß alles dieses wirklich von größter Bedeutung für die schließliche farbige Ausgestaltung ist, soll gewiß nicht bezweifelt werden, und die oben mitgeteilten Tatsachen bieten dafür mehr als ausreichende Beweise. Aber ich frage, ob die Schwierigkeiten der Erklärung geringer werden, wenn man unter der Voraussetzung einer einfachen kolloïdalen Platte ein ererbtes System von Diffusionszentren und vorbestimmten Auslaßstellen verschiedener Chromogene annimmt. Es ist ferner zu bedenken, daß die endgültige Pigmentierung erst an den ihrer Form nach vollständig entwickelten Schuppen wenige Tage vor dem Ausschlüpfen hervortritt, zu einer Zeit also, wo mit Rücksicht auf die ganze anatomische Anordnung der Schuppen und ihrer Bildungszellen sowie im Hinblick auf die besondere Art ihrer Einpflanzung in die Flügelhaut von einem Diffusionsverkehr weder zwischen den ganz außerhalb der letzteren gelegenen Schuppen noch auch zwischen ihren Mutterzellen die Rede sein kann. Es bleibt also für GEBHARDT gar nichts anderes übrig, als die fraglichen Diffusionsvorgänge schon in eine sehr viel frühere Entwicklungsperiode zu verlegen und anzunehmen, daß die schon lange vor ihrem Sichtbarwerden „latent“ vorhandene Flügelzeichnung erst „entwickelt“ werden muß. Man vergleiche die oben mitgeteilten Erfahrungen von FRIEDMANN (l. c.) über „Entwicklung“ der Flügelzeichnung durch Einwirkung von Osmiumsäure. GEBHARDT ist geneigt, dem Sauerstoff dabei eine entscheidende Bedeutung beizulegen, indem die „Verteilung der Chromogene in die platten, durch ihre Skulptur eine ganz enorme Aufnahmeoberfläche für den Sauerstoff darbietenden Schuppen, die sich ja auch in anderen Insektengruppen als bevorzugte Träger von Pigmentierungen darstellen, eine sehr befriedigende Erklärung für die nach VAN BEMMELEN kurz vor dem Ausschlüpfen eintretende ‚Entwicklung‘ des jeden-

falls schon vorher latent vorhandenen sekundären Teiles der Flügelzeichnung darstellt". Ganz abgesehen davon, daß diese „entwickelnde" Rolle des Sauerstoffes vorläufig eine ganz unbewiesene Hypothese ist, die, selbst wenn sie in einzelnen Fällen Berechtigung hätte, doch sicher nicht ohne weiteres verallgemeinert werden kann, so erscheint es auch nicht klar, weshalb der Sauerstoff, der doch in der Puppe sicher stets in genügender Menge vorhanden sein dürfte, die Entwicklung der Farben nicht schon viel früher bewirkt. Daß die Pigmente nun gerade im Schuppenhohlraum auftreten, eine Tatsache, die vom Standpunkte der Diffusionshypothese an sich sehr schwer verständlich ist, sucht Gebhardt dem Verständnis durch den Hinweis darauf näher zu bringen, daß „sich bei vielen Gelegenheiten bei Liesegangschen Versuchen gezeigt hat, daß schmale Spalten und bei dreidimensionalen Versuchen die Kanten der Versuchskörper die Stellen ersten Reaktionseintrittes und besonders intensiver Reaktion sind".

Gegen alle diese Betrachtungen läßt sich aber einwenden, daß es, wie schon früher bemerkt wurde, Fälle gibt, wo mit der Nahrung aufgenommene Pigmente (Chlorophyll) das Material der Farbengebung bilden und in mehr oder weniger veränderter Form in die Schuppen transportiert werden. Ich verkenne nicht, daß die Untersuchungen der Gräfin Linden über die Ontogenese der Färbung bei den Vanessen noch in vielen Punkten einer gründlichen Nachprüfung und Erweiterung bedürfen, aber das eine dürfte wohl kaum zu bezweifeln sein, daß es sich hier um einen Fall handelt, wo man Schritt für Schritt die Verbreitung des Pigmentes bis an die Stellen der endgültigen Ablagerung verfolgen kann. Bei Untersuchung des Darmes einer kurz vor der Verpuppung stehenden *Vanessa*-Raupe findet man statt der früheren grün gefärbten Flüssigkeit einen zwiebelroten Saft. Die Darmepithelzellen sind zu dieser Zeit mit einem karminroten Pigment erfüllt, das sich leicht in Wasser oder Glyzerin löst und in gelbroten Tafeln oder mehr karminroten Nadeln kristallisiert. Bei Raupen, die noch weniger nahe vor der Verpuppung stehen, enthält das Epithel außer dem roten Farbstoff auch orangegelbe und grüngelbe Körnchen. Bei einer 3 Tage alten Puppe von *Vanessa levana* fand Gräfin Linden nach Fixierung in Alkohol, daß der rote Farbstoff nicht nur im Darmlumen und den abgestoßenen Epithelzellen vorhanden war, sondern sich auch in allen Bluträumen verbreitet hatte, besonders in den Blutkanälen, welche das Fettgewebe durchsetzen. Auch die Zwischenräume zwischen Fettkörper und Hautepithel waren mit den durch das Pigment rot gefärbten Blutkoagulaten erfüllt. In den Hautepithelien lagen gelbgrünne Körnchen, die indessen an manchen Stellen, insbesondere in der Umgebung der Stigmen ebenfalls rot gefärbt waren. In die Flügellumina wird der rote Farbstoff erst später durch Blutzellen verschleppt; man findet ihn dann auch gelöst (diffus) in den Flügeladern. Es erscheint nun bemerkenswert, daß an denjenigen Flügelstellen, wo später dunkles Pigment auftritt, neben roten Körnchen auch gelbgrüne Granulationen enthalten sind. Im Flügellumen ist das rote Pigment stets mit grauen und bräunlichen Körnchen vermischt, und es macht den Eindruck, daß auch der dunkle Farbstoff aus dem roten hervorgeht. „Die braunen Farbstoffe im Flügellumen sind identisch mit den dunkelbraunen Farben in den Schuppen; sie müssen indessen

auf dem Transport dorthin eine tiefgreifende Veränderung erfahren, denn sie sind als Schuppenpigmente nahezu unlöslich geworden. Im ausgefärbten Flügel enthalten weder das Flügellumen, noch die Flügelepithelien irgendwelchen Farbstoff. Der ganze Vorrat, der vorher hier aufgespeichert war, ist in die Schupppen übergegangen."

Darf man diese Angaben für zutreffend halten, so würde daraus folgen, daß die Pigmente im wesentlichen fertiggebildet, den Schuppenbildungszellen dargeboten und von ihnen durch einen Sekretionsakt in die Schuppen befördert werden, und zwar je nach der Oertlichkeit (resp. der spezifischen Eigentümlichkeit der betreffenden Zellen) in verschiedenem Grade modifiziert. Eine sehr merkwürdige Tatsache, die zugunsten der Möglichkeit von Diffusionsprozessen zu sprechen scheint, darf allerdings nicht unerwähnt bleiben, zumal sie sich gerade auf Vanessen bezieht. E. Fischer (79, 80) hat nämlich beobachtet, daß das Farbenmuster der Vorderflügeloberseite in der Chitinschale der Fügelscheide kopiert wird. Diese Erscheinung wird durch hohe Temperatur begünstigt. Er setzte eine größere Anzahl noch weicher Puppen von *Vanessa urticae*, *polychloros*, *Antiopa* und *Io* einer Temperatur von 38—41° 4—8 Stunden aus. Nach dem Ausschlüpfen der Falter zeigten die leeren Puppenhülsen von *Vanessa Io* die rote, von *Vanessa urticae* sogar die rote und schwarze Farbe der Vorderflügeloberfläche kopiert. Bei den meisten Puppenhülsen von *Vanessa Io* verschwand der oft äußerst intensive rote Farbstoff nach einigen Wochen gänzlich, obwohl dieselben in völliger Dunkelheit gehalten worden waren.

Die weitaus größten Schwierigkeiten erwachsen aber der Theorie, wie mir scheint, aus dem Umstande, daß für die Insekten- und speziell die Schmetterlingsfarben nicht bloß Pigmente in Frage kommen, sondern daß gerade die schönsten und glänzendsten Farben, in der mannigfaltigsten Verteilung und zum Teil ganz analoge Zeichnungen bedingend, lediglich optisch, durch besondere Strukturen der Chitinschuppen verursacht werden. Zwar macht Gebhardt eine ganz flüchtige Bemerkung, aus der hervorzugehen scheint, daß er auch hier nicht zurückschreckt, gewisse Schrumpfungs- (Eintrocknungs-)Erscheinungen an Kolloïden, zur Erklärung heranzuziehen. Indessen liegt vorläufig um so weniger Grund vor, in eine weitere Erörterung einzutreten, als jede Begründung fehlt. Wenn Liesegang selbst es nicht für ausgeschlossen hält, daß gewisse feine Zeichnungen namentlich bei Geometriden direkt etwas mit den von ihm näher studierten Eintrocknungserscheinungen an Kolloïden zu tun haben, so kann ich derartigen rein äußerlichen Aehnlichkeiten vorläufig keine Bedeutung beimessen. Es scheint mir immer noch als die wahrscheinlichste Auffassung, daß ebenso, wie die den optischen Farben zugrunde liegende spezifische, durch die besondere ererbte Natur der betreffenden Bildungszellen bedingte Struktur der Schuppen, so auch deren verschiedene Pigmentierung in anderen Fällen als letzte, freilich nicht weiter zu erklärende Ursache der Zeichnung zu gelten hat.

Bis zu welchen Absurditäten sich Versuche einer „physiologischen" Erklärung der Flügelzeichnungen verstiegen haben, zeigt am besten A. Hagen (144), der die Ansicht vertritt, daß die Zeichnung wahr-

scheinlich verursacht wird („originated") durch eine Verbindung des Sauerstoffes mit der Chitinhaut. Sie soll, wenigstens in gewissen Fällen, entstehen, indem stärkerer Blutzufluß eine stärkere Verbrennung (combustion) und eine Oxydation in den anliegenden Teilen der Haut veranlaßt. Der Schmetterlingsflügel ist anfänglich ein nach dem Leibe zu offener Sack. „Wenn nun ein Blutstrom beim Durchtritt durch den Eingang des Flügelsäckchens in seiner Mitte ein kleines Hindernis (? B.) treffen sollte, würde der vorher gerade Strom die Form eines Trichters annehmen. Sollte dieses Hindernis eine Art Ring sein (!), so würde der Strom die Trichterform beibehalten, aber sein mittelster Teil würde ungeteilt durch den Ring gehen und, auf ein anderes Hindernis stoßend, einen zweiten Trichter bilden. So mögen zwei oder mehr Trichter sich finden, einer in dem anderen, und deren Querschnitt wird kreisförmig oder elliptisch sein je nach dem Winkel, unter dem sie die innere Oberfläche des Flügels treffen." „Ich weiß nicht", bemerkt hierzu Fritz Müller (Kosmos, 6. Jahrg., 1882, p. 468), „wie diese Trichtertheorie den Freunden rein mechanischer Erklärungen behagen wird; welche verwickelte Trichterbildung wäre erforderlich, wenn (wie bei *Morpho Achilles*) um einen weißen Mittelpunkt 7 verschiedene Ringe (dunkelrotbraun, schwarz, lehmfarbig, dunkelbraun, weiß, dunkelbraun, weiß) sich herumlegen sollen und das an vier verschiedenen Stellen des Hinterflügels!" Beiläufig bemerkt, scheint mir in dieser so oft zu beobachtenden Tatsache, daß Augenflecken aus ganz verschiedenfarbigen konzentrischen Ringen bestehen, auch eine große Schwierigkeit für die Gebhardtsche Theorie zu liegen, denn sie hätte zur Voraussetzung, daß eben soviele konzentrische, chemisch verschiedene Schichten im Substrate der „kolloïdalen Platte" gegeben wären oder daß bei einheitlicher Beschaffenheit der letzteren das farbenentwickelnde Reagens ebenso oft wechsle, eine Annahme, zu der man sich wohl noch weniger entschließen wird, als zu der einer von vornherein spezifisch verschiedenen Schuppenzellen-Mosaik.

C. Die Einwirkung äusserer Einflüsse auf Farbe und Zeichnung der Insekten.

1. Der Einfluß von Kälte und Wärme.

a) Saisondimorphismus und Klimavarietäten (vgl. Taf. I).

Seit den 30er Jahren des vorigen Jahrhunderts ist es bekannt, daß zwei vorher für verschiedene Arten gehaltene Schmetterlinge (*Vanessa levana* und *prorsa*) eine und dieselbe Art sind, und zwar handelt es sich bei diesen beiden Formen desselben Schmetterlings um zwei in verschiedenen Jahreszeiten sich entwickelnde Generationen. Die *V. levana* (Winterform) hat vorwiegend braungelbe Flügel mit schwarzen und weißen Flecken, die *V. prorsa* (Sommerform) dagegen tiefschwarze mit einem breiten weißen Mittelband. Bei *levana* überwintert die Puppe, der Schmetterling kriecht im Frühjahr aus, er vermehrt sich alsbald wieder, die aus ihm hervorgehende Nachkommenschaft macht ihre ganze Entwicklung im Sommer durch, es entsteht aus ihren Puppen die *prorsa*, deren Nachkommen dann eben als Puppen überwintern und im Frühling die *levana* hervorbringen. *V. levana* macht nicht bloß zwei Generationen im Jahr, sondern

deren drei. Eine Wintergeneration wechselt ab mit zwei Sommergenerationen, deren erste im Juli, die zweite im August fliegt. Diese letztere erst liefert als vierte Generation des Jahres überwinternde Puppen, welche im nächsten Frühjahr (April) als erste Schmetterlingsgeneration (als *levana*) ausschlüpft. Es wechseln also periodisch eine braune Winter- mit je zwei schwarzen Sommergenerationen ab. Die Art hat sich in zwei Klimavarietäten gespalten oder spezialisiert. Es stimmt, wie EIMER (l. c.) bemerkt, vollkommen mit vielen anderen Beispielen für die Wirkung der Wärme auf die Farbstoffablagerung in der Körperbedeckung überein, daß die Sommer- (resp. Wärme-)Form *prorsa* sehr viel kräftiger gefärbt ist als die Winterform (Kälteform) *levana*. So bezieht auch STANDFUSS die brennenderen Farben der südlichen Coliaden auf den größeren Sonnenreichtum und die höhere Temperatur. Die Coliaden scheinen ursprünglich eine weiße Grundfarbe besessen zu haben, wie solche sehr viele verwandte Pieriden auch heute aufweisen. Das Männchen von *Colias palaeno* var. *lapponica*, bis zum Nordkap und Finmarken reichend, erscheint fast weiß und ist unzweifelhaft der fahlste Typus. Hieran schließen sich gelbliche und gelbe Arten und endlich gelbrote und orangefarbige (*C. helichta* und *erate*). *C. regia*, eine der südlichsten Arten der Gattung (Turkestan, Pamir), zeigt auch die feurigste Farbe. Während manche weitverbreitete Arten paläarktischer Tagfalter eine außerordentliche Konstanz der Färbung zeigen, ob sie aus Ostsibirien oder aus Südspanien stammen, wie z. B. *Aporia crataegi*, sehen andere, wie insbesondere solche der Gattung *Melitaea*, aus verschiedenen Ländern oder Klimaten bezogen, ganz verschieden aus, und man hat daher ganze Reihen von Lokalvarietäten oder klimatischen Varietäten aufgestellt. Bisweilen laufen, wie W. v. REICHENAU (314) bemerkt, die Formen so ineinander über, daß von Beibehaltung eines festen Speciesbegriffes keine Rede mehr sein kann, wie es ja vom Gesichtspunkte des Prinzips der Entwicklung der Arten auseinander gar nicht anders zu erwarten ist. In bezug auf die Frage, ob die sogenannten Lokalvarietäten wirklich nur umgewandelte Formen eines Typus darstellen, sind Versuche von REICHENAU an *Vanessa urticae* von großem Interesse. Dieser Falter ist mit seiner Nahrungspflanze von der Ebene bis zur alpinen Region durch die ganze paläarktische Zone verbreitet oder von Ostasien nördlich des Wendekreises bis Südspanien einschließlich Corsica und Sardinien. Typisch finden sich auf dem Vorderflügel 6 schwarze Flecken, von denen jedoch nur einer und zwar der am Vorderrande zunächst der Flügelecke so gut wie nicht variabel ist. Die übrigen Flecken sind bei Faltern verschiedener Klimate veränderlich. Dem Norden gehört eine Form (var. *polaris*), welche sich durch die matte schmutzige (mit gelblichen oder schwarzen Schuppen vermischte) rote Grundfärbung und die größere Ausdehnung der schwarzen Flecken auszeichnet. Dem Süden (Kleinasien bis Spanien) gehört *urticae* var. *turcica* an. Das Rot der Grundfarbe ist feurig hell, das Schwarz der variablen Flecken zurückgedrängt.

Nach REBEL und ROGENHOFER (315) kommt der Apollo (*Parnassius Apollo*) in Oesterreich in 5 Variationen vor und zwar von der rein weißen Form aus dem Velebit bis zu tiefschwarz bestäubten Stücken aus den Voralpen. „Bei zunehmender Höhe werden die Exemplare hier allmählich dichter grau bestäubt (düsterer), die Binde des ♂ vor dem Saum der Vorderflügel dunkler und schärfer, die Analflecke auf

den Hinterflügeln oft rot gekernt.“ Der männliche Falter von *P. mnemosyne* aus bedeutender Erhebung zeigt zuweilen die schwarzen Flecken über dem Analwinkel der Hinterflügel ebenso deutlich, wie sie gewöhnlich nur beim Weibchen auftreten. Eine solche Neigung zum Melanismus findet sich auch sonst häufig bei verschiedenen Schmetterlingen im Gebirge im Vergleich zu Exemplaren aus der Ebene, und es sind Fälle bekannt, wo die melanistischen Abarten die Stammform bereits verdrängt haben. Fruhstorfer (101a) traf auf seiner Reise längs der annamitischen Küste auf jeder Station wieder eine neue Farbenvarietät von *Apprias libythea.* Die Reise führte ihn von Norden nach Süden und allmählich aus einer regenreichen Gegend in trockenere Zonen. Die Intensität der schwarzen Flügelumrahmung und Zeichnung der Hinterflügelunterseite nahm immer mehr ab und ließ langsam ein fast reines Weiß Platz greifen. „Das Verhalten dieser Art bietet eines der anschaulichsten Beispiele für die Veränderlichkeit der Pieriden, welche durch klimatische Einflüsse hervorgerufen wird.“ Eine Menge weiterer Beispiele finden sich in dem Buche von Bachmetjew (7 II) angeführt. Erwähnen möchte ich nur noch, daß Aehnliches auch bei Hymenopteren beobachtet wurde. Hoffer (159) studierte in Steiermark die Farbenvariationen der Hummeln. Im August bekam er ein großes Nest von *Bombus agrorum.* Das Nest war auf der Schattenseite eines Hauses auf sandigem Boden gefunden worden. Er tat es in einen großen Blumentopf auf ein gegen Süden gelegenes Fensterbrett. Anfangs hatten alle die Normalfärbung, also viel Schwarz auf Thorax und Abdomen. Da die Sonne ungemein heiß auf das Fenster brannte, goß er fast täglich Wasser in den Topf, dessen unterer Teil Gartenerde enthielt. Die anfangs ausschlüpfenden jungen Hummeln hatten noch die Farbe ihrer älteren Geschwister; die später sich entwickelnden waren durchgehends wunderschöne gelbe *B. floralis.* Daß in diesem Falle Tageswärme, Licht und Feuchtigkeit der Grund der gelben Farbe waren, ist wohl zweifellos. Es gelang ihm später sogar bei Versuchen die Umwandlung der lichten *floralis* durch Entziehung von Licht und Wärme in die dunkle Form (*agrorum*), ja sogar in *minorum* und *tricuspis.*

Die Erscheinung des „Saison-Dimorphismus“ — der Name wurde von Wallace eingeführt — d. h. die oben erwähnte Bildung zweier voneinander verschiedener Generationen der gleichen Art an gleichem Orte durch die Entwicklung während der kälteren und wärmeren Jahreszeit, ist zuerst von dem ausgezeichneten Entomologen Zeller (Glogau-Schlesien) während eines Aufenthaltes in Sicilien beobachtet worden (vgl. Isis von Oken, 1847, p. 213; ferner Stettiner Entomol. Zeitg., 1849, p. 177, und Staudinger, ebenda, 1862, p. 342). Es handelte sich dabei um Züchtungsversuche von zwei in Zeichnung und Größe sehr verschiedenen Bläulingen: *Lycaena Polysperchon* und *Lycaena Amyntas*, sowie von zwei den Mittelmeerländern angehörenden Weißlingsformen: *Anthocharis Belia* und *A. ausonia*, deren Zusammengehörigkeit Staudinger (l. c.) nachwies. Der einheimische *Polyommatus phlaeas* kommt in Lappland nur in einer Generation vor, bei uns erlaubt der längere Sommer auch das Auftreten einer zweiten Generaation. Beide gleichen einander, sowie den Lappländer Geschwistern vollkommen. In Südeuropa aber treffen wir nur in der Frühjahrsgeneration (Winterform) den alten Bekannten wieder, die Sommer-

form (var. *eleus*) zeichnet sich durch eine dunkle Bestäubung der rotgoldenen Oberflügel aus, und in Japan endlich reiht sich den beiden letztgenannten Formen noch eine dritte an, die nach Fritze (100) fast ganz schwarze Oberfläche hat. Wie derselbe Beobachter bemerkt, finden sich nicht immer zwei oder mehrere scharf voneinander abgegrenzte Generationen, sondern mehrfach ganze Reihen von Uebergangsformen, welche die extreme Winter- und Sommergeneration miteinander lückenlos verbinden (so angeblich die verschiedenen Formen von *Terias multiformis*). Bei der japanischen *Thecla arata* betreffen die Farbenabweichungen der beiden Saisonformen bemerkenswerterweise nicht die Ober-, sondern lediglich die Unterseite. Bei beiden ist die Oberseite einfarbig dunkelblau, während die Unterseite bei der Wintergeneration graugrüne Querbinden auf weißlichem Grunde, bei der Sommerform aber dunkelbraune Binden auf hellbraunem Grunde aufweist.

Von großem Interesse sind auch die klimatischen Variationen von *Papilio*-Arten. So kommt vom gewöhnlichen Segelfalter (*Pap. Podalirius*), bei dem die Grundfarbe der Flügel schwefelgelb ist, im Süden (Spanien, Algier, Kleinasien) eine rahmfarbige, also hellere Abart (var. *Feisthameli*) vor (Eimer, l. c. p. 94), dessen zweite Generation (Sommerform) als *Pap. Podalirius* var. *Latteri* beschrieben wird. Zwischen beiden mitteninne steht der auf Sicilien beschränkte *Pap. Podalirius Zanclaeus*. Nun ist es von größtem Interesse, zu sehen, daß Eigenschaften, wie sie die klimatische Varietät *Feisthameli* charakterisieren, gelegentlich auch als Abänderungen des *Pap. Podalirius* in Mitteldeutschland auftreten. In südlichen Gegenden erscheinen also Eigenschaften konstant und gefestigt, welche in nördlichen nur gelegentlich vorkommen. Daß Wärmewirkungen hier in erster Linie im Spiele sind, scheint sich aus dem Umstande zu ergeben, daß gerade die Falter einer zweiten (Sommer-) Generation von *Pap. Podalirius Podalirius*, die schon im südlichen Deutschland erzeugt wird, noch mehr aber solche aus Oberitalien auffallend der var. *Feisthameli* gleichen. „Alles stimmt", wie Eimer bemerkt, „damit überein, daß var. *Feisthameli* zunächst die Sommerform von *Podalirius Podalirius* in den Mittelmeerländern ist, daß sie dann noch weiter im Süden zur Hauptform wird, während sich wahrscheinlich eine neue Sommerform (var. *Latteri*) in Algier aus ihr herausbildet. *Zanclaeus* aber, welcher zwischen *Podalirius Podalirius* und *Feisthameli* bzw. *Latteri* mitteninne steht, scheint die Sommerform von *Podalirius Podalirius* bei Messina zu sein." „Während so augenscheinlich die Entstehung von Abarten, die sogar von manchen als Arten aufgefaßt worden sind, auf durch klimatische Verhältnisse beeinflußte, bestimmt gerichtete Entwicklung zurückgeführt werden muß, ist leicht erkennbar, daß auch der gewöhnliche Segelfalter in verschiedenen Gebieten seines Vorkommens gewisse seine Herkunft bezeichnenden Eigenschaften hat, welche gleichfalls in jenen Entwicklungsrichtungen liegen, und zwar gibt je eine Summe solcher Eigenschaften den betreffenden Faltern ihr eigenes Gepräge. Dies zuweilen in dem Grade, daß man versucht sein könnte, bestimmte Abarten aufzustellen." So erwähnt Eimer, daß sich die Segelfalter von Bonn und die von Brescia ganz wesentlich unterscheiden, wie ein Blick auf die Abbildungen (Eimer, 70b, Bd. 1, p. 84) lehrt. Zwischen beiden Formen stehen die Falter von Tübingen mitteninne. Bei den Bonner Faltern „wird die ganze

Zeichnung mehr oder weniger unregelmäßig, unbestimmt, sogar teilweise klecksartig, und unterscheiden sie sich gerade dadurch von den scharf gezeichneten Brescianern (die var. *Feisthameli* sehr gleichen), während die Tübinger in der Mitte stehen. Von 26 dieser letzteren glichen nur 5 den Bonnern, während diese in viel höherem Grade variieren: „Es sieht aus, als ob in ihrer Zeichnung überall der Versuch gemacht wäre, zu dem oder jenem bestimmten Endziel zu gelangen, ohne daß dies auf Grund der unzureichenden stofflichen Zusammensetzung und der äußeren Verhältnisse möglich wäre." „Wir hätten das volle Recht, die Segelfalter von Bonn und Brescia als besondere Abarten mit Namen zu belegen; wären aber beide nicht durch Zwischenformen miteinander verbunden und wäre jede von ihnen durch lange Zeit den besonderen äußeren Einflüssen ausgesetzt, auf Grund deren sie jetzt schon so bedeutende Verschiedenheiten erlangt haben, so würden sie mit der Zeit zu vollständig getrennten Arten werden" (Eimer).

Man ersieht aus allem diesem, welch außerordentlicher und maßgebender Einfluß bei der Entstehung der Varietäten und endlich auch der Arten, denn jene sind doch nur werdende Arten, den äußeren Bedingungen und vor allem den Temperaturverhältnissen zukommt. Ja ich stehe nicht an, zu glauben, daß es kaum irgendwo anders so leicht gelingt, diese für die Theorie der Artbildung so grundlegenden Tatsachen festzustellen, wie gerade bei den Schmetterlingen. „Je mehr man nachforscht, um so mehr wird man finden, daß solche Abartungen auch im kleinen bestehen, und daß zahlreiche Schmetterlinge gegenüber den Winterformen besonders geartete Sommerformen aufweisen. Und diese Sommerformen haben stets Eigenschaften, welche jenen der in warmen Klimaten ausschließlich vorkommenden Abarten derselben Falter oder dort lebenden verwandten Arten zukommen bzw. für dieselben geradezu kennzeichnend sind." (Eimer.) Das gleiche gilt für die Winterformen in Beziehung auf die in kälteren Gebieten lebenden Abarten und Arten.

Bei *Pap. Machaon* (Schwalbenschwanz) zeichnet sich die Sommerform gegenüber der Winterform vor allem durch ihre bedeutende Größe und durch Vergrößerung der gelben, zwischen der äußeren und inneren Randbinde gelegenen Flecken besonders auf den Hinterflügeln aus. Diese Eigenschaften finden sich nun in erhöhtem Grade nicht nur bei den im Süden lebenden Formen und Varietäten des Schwalbenschwanzes, sondern auch bei den in großer künstlicher Wärme bei uns entwickelten Faltern, während umgekehrt die Eigenschaften der Winterform zumeist bei nördlichen Faltern vorkommen und verstärkt erscheinen bei den in künstlicher Kälte entwickelten. Solche Versuche hat an *P. Machaon* Standfuss angestellt. „Ist es nicht verblüffend", sagt dieser ausgezeichnete Beobachter, „wenn es möglich erscheint, mit Hilfe eines einfachen Experimentes Raupen von *P. machaon*, welche bei Zürich gesammelt wurden, zu einer Falterform sich entwickeln zu machen, wie sie von dieser Art im August in Syrien etwa bei Antiochia und Jerusalem fliegt! Ist es nicht verblüffend, aus deutschen und schweizerischen Puppen von *Vanessa Antiopa* durch Einwirkung klar und scharf auszudrückender Faktoren einen Falter ausschlüpfen zu sehen, welcher der mexikanischen Form von *V. Antiopa* teilweise sehr nahekommt oder die Nachkommenschaft eines und des-

selben Weibchens von *Van. cardui* nach Willkür zur Hälfte sich zu einer Form dieses Falters sich entwickeln zu lassen, wie sie sich fast gleich in den deutsch-afrikanischen Besitzungen findet, zur anderen Hälfte aber in ein Kleid zu zwingen, wie es *Van. cardui* an der nördlichsten Grenze seines Vorkommens, z. B. in Lappland, besitzt! Und von allen diesen Einblicken in die Gründe der Veränderung der Art an und für sich, der Art als solcher abgesehen, öffnet sich auch die Perspektive auf die verwandtschaftlichen Beziehungen derselben, auf phylogenetische Verhältnisse, auf die Ablösung der Art von anderen Arten." (STANDFUSS.)

Ein sehr interessantes Beispiel von Saison-Di- oder richtiger -Trimorphismus liefert auch *Pap. Ajax* aus Nordamerika. Er kommt in 3 früher für besondere Arten gehaltenen Formen vor: *Pap. Ajax Walshii* (EIMER, Papilioniden, Taf. 3, Fig. 12), *P. Ajax Telamonides* und *Pap. Ajax Marcellus* (l. c. Taf. 4, Fig. 5), und zwar entschlüpfen die beiden ersteren überwinterten Puppen im Frühling, die letztere schlüpft aus im Sommer eingepuppten Raupen im Sommer aus. *Walshii* und *Telamonides* sind die Winterformen, *Marcellus* ist die Sommerform desselben Schmetterlings. Die Zusammengehörigkeit hat der Amerikaner EDWARDS (66, 67) durch Versuche nachgewiesen, nachden GRAY dieselben schon früher vermutet hatte. Aus der Vergleichung der 3 Formen (vgl. EIMER, l. c. p. 198 ff.) ergibt sich auf das deutlichste, daß sich *Marcellus* als eine neue Form aus der ursprünglichen *Walshii* herausbildet und daß *Telamonides* einen Uebergang zwischen beiden herstellt. Als offenbar durch die Wirkung der Wärme hervorgerufene Eigenschaften, welche zur Entstehung von *Telamonides* und *Marcellus* führen, hat man vor allem die Umwandlung der Grundfarbe aus Gelb in Grün, sowie eine Zunahme des Schwarz anzusehen, das sich namentlich in einem Breitwerden der Binden und Schwarzfärbung der hinteren Winkel der Hinterflügel äußert. Es ist nun von größtem Interesse, daß in *Pap. Philolaus*, der noch südlicher lebt, ein Falter vorliegt, dessen Eigenschaften namentlich in Beziehung auf die stärkere Entwicklung der Schwarzfärbung eine noch weitere Ausbildung der Entwicklungsrichtungen der *Ajax Walshii* und *Telamonides-Marcellus* darstellt. Nach EIMER ist der Zusammenhang von *Ajax* und *Philolaus* ein so ausgesprochener, daß man den letzteren als einen höchst entwickelten *Ajax*, als die südlichste Form desselben bezeichnen muß. Während *Ajax* bis Mexiko vorkommt, lebt *Philolaus* von hier bis Zentralamerika. Es scheint deutlich, daß dieselbe klimatische (Wärme-)Wirkung, welche zur Bildung von *Telamonides* und *Marcellus* aus *Walshii* geführt hat, fortgesetzt aus diesen *Philolaus* bildete. Leider sind wir über die geographische Verbreitung der 3 *Ajax*-Formen nicht ausreichend unterrichtet und läßt sich namentlich nicht mit Bestimmtheit sagen, wie weit die Verbreitung nach Norden geht und ob nicht in nördlicheren Gebieten zuerst *Marcellus* und dann auch *Telamonides* fehlt, so daß die ursprüngliche Form (*Walshii*) in kälteren Klimaten allein noch vorkäme.

Aus den Züchtungsversuchen von EDWARDS ergibt sich, daß *Walshii* im selben Jahre *Walshii*, *Telamonides* und *Marcellus* erzeugt. *Telamonides* erzeugt *Marcellus* im selben Jahre und *Telamonides* im nächsten Frühjahr. *Marcellus* erzeugt mehrere Bruten *Marcellus* im gleichen Jahre und zuweilen *Telamonides*, seine letzte Brut liefert

Walshii und *Telamonides* im nächsten Frühjahr. Jede Form kann unter entsprechenden äußeren Bedingungen aus allen 3 Formen erzeugt werden, dies ist für *Marcellus* und *Telamonides* erwiesen, für *Walshii* wahrscheinlich.

Es scheint, daß neben Temperatureinflüssen auch die Entwicklungsdauer eine maßgebende Rolle bei der Entstehung der verschiedenen Formen spielt. Man muß, wie Eimer hervorhebt, noch an eine andere Möglichkeit der Entstehung der verschiedenen Jahreszeitenabarten von *Ajax* denken, wie in ähnlichen anderen Fällen wohl auch, und Weismann hat dies schon für *Vanessa levana-prorsa* betont: es könnten die Raupen in verschiedenen Jahreszeiten verschiedenes Futter nehmen. Dies gilt aber für *Vanessa levana-prorsa* nicht, und auch für *Ajax* widersprechen die Tatsachen solcher Annahme. Es sprechen aber mit Beziehung auf *levana-prorsa* und ebenso in Beziehung auf *Pieris napi-Bryoniae* gegen dieselbe auch die Versuche, welche mit künstlicher Einwirkung von Wärme und Kälte gemacht worden sind, die Tatsache, daß man durch solche die verschiedenen Formen erzeugen kann (Eimer).



Fig. 16. 1 und 2 *Mycalesis hesione* in Saisonformen von der Unterseite gesehen. 1 Trockenzeit, 2 Regenzeit. 3 und 4 *Innonia lemonias* in Saisonformen (Unterseite), 3 Trockenzeit, 4 Regenzeit.

Es scheint, daß nicht nur die in den nördlichen Zonen mit den Jahreszeiten wechselnden Temperaturverhältnisse, sondern auch die klimatischen Faktoren der tropischen Regenzeit und Trockenperiode imstande sind, saisondimorphe Formen zu erzeugen. Schon J. F. W. Herbst (Natursystem aller bekannten in- und ausländischen Insekten als Fortsetzung der Buffonschen Naturgeschichte, Berlin 1794) gibt an, daß gewisse tropische (indische) Schmetterlinge aus der Familie der Nymphaliden auf der Oberseite ganz gleich gefärbt erscheinen, während die Unterseite äußerst verschieden und bei manchen Formen namentlich durch das Vorhandensein von Augenflecken ausgezeichnet ist; auch erscheinen die Flügel im einen Falle gezackt, im anderen nicht (Fig. 16). In neuerer

Zeit hat nun DOHERTY (62), der in verschiedenen Gegenden des Himalaya sammelte, berichtet, daß bei den dortigen Tagschmetterlingen vier Bruten die Regel sind, von denen zwei auf die Trockenzeit und zwei auf die Regenzeit kommen. Die Individuen der beiden Generationen derselben Jahreszeit gleichen sich vollständig, während die in verschiedenen Jahreszeiten gefangenen beträchtlich auseinandergehen. NICÉVILLE (274) ist es auch gelungen, die Zusammengehörigkeit der so abweichenden Formen durch Züchtung festzustellen.

b) Versuche einer experimentellen Beeinflussung der Färbung und Zeichnung durch Wärme und Kälte.

Die Erscheinung des unter natürlichen Bedingungen zu beobachtenden Saisondimorphismus reizte, wie STANDFUSS bemerkt, die Entomologen schon seit jeher auch zu Versuchen, teils um willkommenes Material für die Sammlungen zu gewinnen, teils aber auch, um den Ursachen der Erscheinung weiter nachzugehen. Freilich hat es auch nicht an passivem Widerstand gefehlt, und WEISMANN berichtet davon ein sehr charakteristisches Beispiel. Als er einem Lepidopterologen seine Absicht mitteilte, über die Ursache des so merkwürdigen Saisondimorphismus Untersuchungen anzustellen, erhielt er die halb entrüstete Antwort, „da sei gar nichts zu untersuchen, es sei eben der spezifische Charakter dieser Art (*Van. levana-prorsa*), in zwei Gestalten aufzutreten; nach unabänderlichem Naturgesetz wechselten diese zwei Formen in regelmäßiger Folge untereinander ab, damit müsse man sich begnügen". In STANDFUSS' Sammlung befindet sich ein von seinem Vater herrührendes Exemplar von *Vanessa* ab. *porima*, der Zwischenform zwischen *levana* und *prorsa* mit der Bezeichnung: Magdeburg 1852, „Puppe im Keller gehalten". Es ist demnach schon vor mehr als 60 Jahren in dieser Frage experimentiert worden. Die erste Publikation darüber stammt aber erst aus dem Jahre 1864, wo G. DORFMEISTER in den Mitteilungen des Naturwiss. Vereins für Steiermark eine Arbeit „Ueber die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperioden angewendeten Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge" veröffentlichte. 1880 folgte dann eine weitere Arbeit DORFMEISTERS „Ueber den Einfluß der Temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten" (63, 64). In weiteren Kreisen erregten aber diese Arbeiten erst Aufmerksamkeit, als AUG. WEISMANN seine vielbesprochenen Untersuchungen (408) über den Saisondimorphismus veröffentlichte. Er brachte Puppen der *Vanessa prorsa*, die er aus Raupen der im April ausgeschlüpften Schmetterlinge gezogen hatte, in einen Eisschrank mit einer Temperatur von 8—10° R. Diese Temperatur war aber nicht niedrig genug, um wieder *levana* zu erzeugen; der Versuch gelang aber insoweit, „als statt der unter gewöhnlichen Umständen zu erwartenden *prorsa*-Form die meisten Schmetterlinge als sogenannte *porima* ausschlüpften, d. h. als eine auch im Freien zu beobachtende Zwischenform zwischen *prorsa* und *levana*, welche mehr oder weniger noch die Zeichnung von *prorsa* besitzt, aber bereits mit vielem Gelb der *levana* vermischt". Darauf wurden von WEISMANN *prorsa*-Puppen in eine Temperatur von 0—1° R (Eiskeller) gebracht; von 20 Schmetterlingen hatten sich jetzt 15 in *porima* umgewandelt, und unter diesen befanden sich 3, welche fast zum Verwechseln *levana*-ähnlich waren; 5 waren von der Kälte unbeeinflußt geblieben und waren als Sommer-

form (*prorsa*) ausgeschlüpft. Dorfmeister hatte nie so niedrige Temperaturen angewendet und daher nur *porima* erzielt. Der umgekehrte Versuch Weismanns, durch Erhöhung der Temperatur die Wintergeneration zur Annahme der Sommerform zu zwingen, glückte niemals. Er hielt es daher für unmöglich, die Wintergeneration künstlich in die Sommerform überzuführen. Wie schon erwähnt, macht *Van. levana* im Jahre drei Generationen, zwei Sommergenerationen, deren erste im Juli, die zweite im August fliegt. Diese letztere erst liefert als vierte Generation des Jahres überwinternde Puppen, welche im nächsten Frühjahr als erste Schmetterlingsgeneration (*levana*) ausschlüpft. Solche der vierten Generation angehörige Puppen setzte nun Weismann unmittelbar nach der Verpuppung (zum Teil auch schon als Raupen) ins Gewächshaus, wo tagsüber die Temperatur oft bis auf 24° R stieg. „Immer war das Resultat dasselbe, alle oder fast alle Puppen überwinterten und schlüpften als Winterform (*levana*) erst im nächsten Jahre aus. Oefter dagegen kam es vor, daß einige der Schmetterlinge noch im Herbste nach etwa nur 14-tägiger Puppenruhe ausschlüpften, und diese waren dann stets *prorsa* (Sommerform) und einmal auch eine *porima*.“ In dieser Beziehung war Dorfmeister glücklicher, indem es ihm gelang, durch Wärme aus der im August fliegenden zweiten Sommergeneration *prorsa* zu erzielen. Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß Dorfmeister bei diesen seinen Versuchen um so dunklere, einfacher gezeichnete, der *levana* um so ferner stehende *prorsa*-Formen erhielt, je größere Wärme er anwendete und je kürzer durch dieselbe die Entwicklungsdauer war. Er hat in dem Falle, wo er die dunkelsten und einfachsten *prorsa* bekam, eine noch höhere Wärme angewendet als Weismann, wenn auch nur auf kurze Zeit. Die Raupen wurden, sobald sie sich zum Zwecke der Verpuppung aufgehängt hatten, „morgens am Sparherde einer Maximaltemperatur von 26° R ausgesetzt und waren bis mittags verpuppt“. Entwickelt hatten sie sich dann im Zimmer. Während demnach in der Natur Mittelstufen (*porima*) nur selten vorkommen, gelingt es durch künstliche Temperaturänderung, eine ganze Reihe solcher Umbildungsstufen zwischen *levana* und *prorsa* zu erzielen, die sich, wie Eimer bemerkt, in zwei Gruppen teilen lassen, 1) solche, die als Uebergangsformen zwischen *levana* und *prorsa* bezeichnet werden müssen, und 2) solche, die *prorsa* in verschiedenen Abstufungen sind. Während also die letzteren bei hoher Temperatur und kürzester Entwicklungsdauer entstanden, sind erstere nach Einwirkung mäßiger Wärme gleich letzteren aus der zweiten Generation der *prorsa* erzeugt worden.

Dorfmeister vermochte auch durch niedrige Temperaturen das normale Rotgelb der Hinterflügel von *Arctia caja* in Ockergelb umzuwandeln und andererseits in Mennigrot, wenn er die Wärme über das gewöhnliche Maß hinaus steigerte. Er züchtete ferner durch Anwendung verringerter Wärme aus Raupen der *Vanessa urticae* Varietäten, welche Uebergänge zu der in Lappland vorkommenden Form dieser Species darstellten, und aus Puppen von *Van. Atalanta*, die er gleichfalls niederer Temperatur aussetzte, eine Varietät des Schmetterlings, welche durch ledergelbe Grundfärbung auf der Unterseite der Hinterflügel und durch bleiche Stellen auf der Unterseite der Vorderflügel ausgezeichnet ist. Bei der gewöhnlichen Form der *V. Atalanta* ist die Unterseite der Flügel viel dunkler und schärfer gezeichnet.

Zu ähnlichen Ergebnissen wie bei *Van. levana-prorsa* gelangte Weismann auch bei Züchtungsversuchen an Pieriden. Die meisten Arten unserer Weißlinge unterscheiden sich sehr auffällig in eine Winter- und eine Sommerform. Bei der Winterform von *Pieris napi* sind die Flügelwurzeln auf der Oberseite stark schwarz bestäubt, während die Unterseite sich durch schwarzgrünliche Bestäubung der Adern auszeichnet. Weismann brachte nun 60 Sommerpuppen von *P. napi* 3 Monate lang in einen Eiskeller; sie schlüpften sämtlich aus und trugen alle den Charakter der Wintergeneration. Dagegen gelang es wieder nicht, aus Winterpuppen die Sommerformen durch Wärme zu erhalten. Merrifield (l. c.) kam aber auch hierbei zum Ziele. *Polyommatus phlaeas*, ein kleiner Falter aus der Familie der Lycäniden, kommt, wie schon früher erwähnt wurde, in zwei Klimavarietäten vor. Im hohen Norden und auch noch in Deutschland zeigt er sich rotgolden auf seiner Oberseite mit einem schmalen schwarzen Außenrand, im Süden Europas aber wird das Rotgold fast ganz von Schwarz verdrängt. Weismann hat nun aus Eiern der bei Neapel fliegenden *phlaeas*-Falter in Deutschland Raupen gezogen und dieselben unmittelbar nach ihrer Verpuppung relativ niederer Temperatur ausgesetzt (+ 10° C). Es entstanden Falter, die zwar etwas weniger schwarz waren als die Neapler, aber doch erheblich dunkler als die deutschen. Umgekehrt wurden dann deutsche Puppen höherer Wärme (38° C) ausgesetzt und daraus Falter erhalten, die etwas weniger feurig-goldig und etwas schwärzer waren als die gewöhnlichen deutschen Exemplare. Versuche, welche Merrifield (256) mit 70 Puppen von englischen *Chrysophanus phlaeas* anstellte, ergaben folgende Resultate. Die bei erhöhter Temperatur (27—30° C) gezogenen Falter hatten große schwarze Flecken und außerdem auf den Vorderflügeln eine schwache schwarze Bestäubung. Aus Puppen, welche 10 Wochen bei 4° und dann 5 Wochen bei 13° C gehalten wurden, schlüpften Falter mit kleinen schwarzen Flecken und einem breiten roten Band auf den Hinterflügeln, im übrigen hell goldfarbig. Edwards (l. c.) experimentierte in ähnlicher Weise mit dem nordamerikanischen Schwalbenschwanz (*Pap. Ajax*), welcher in die hellere Wintergeneration (*Pap. Telamonides* und *Walshii*) und die dunklere Sommergeneration (*Pap. Marcellus*) geschieden ist. Durch Kälte ließ sich künstlich die hellere Färbung der Wintergeneration erzeugen, obgleich auf natürlichem Wege aus den Versuchspuppen die Form der Sommergeneration hätte hervorgehen müssen. Je länger bei den Versuchen die Kälte andauerte, um so ausgeprägter wurde der der Wintergeneration eigene Charakter. Die Puppe mußte spätestens 3 Tage nach ihrer Verwandlung in den Eisschrank gebracht werden, und je früher die Kälte auf sie einwirken kann, um so deutlicher ist die Generationsform des Schmetterlings ausgeprägt. Dafür, daß auch schon das Raupenstadium für Temperatureinflüsse empfindlich ist, sprechen schon einige der oben erwähnten Erfahrungen von Dorfmeister, ebenso auch neuere Versuche von C. E. Venus (389) an Raupen von *Vanessa urticae*, sowie eine große Menge überaus sorgfältiger Experimente an verschiedenen *Vanessa*- und *Papilio*-Arten von Standfuss (354—364). Die Leistungen des letztgenannten Forschers sind, wie Arnold Lang (206) sehr richtig bemerkt, „wohl weitaus das Beste und Vollkommenste, was auf dem Gebiete der Färbung und Zeichnung der Tiere je geleistet worden ist, dabei so verblüffend einfach und

unmittelbar einleuchtend, daß man an das Ei des Columbus denken und sich verwundert fragen muß, wie es denn möglich sei, daß solche Dinge von keinem aus der Legion der Sammler bis jetzt beobachtet und verstanden worden sind".

Es sind diese Untersuchungen von fundamentaler Bedeutung und bedürfen daher auch gerade ihres eminenten physiologischen Interesses wegen einer eingehenden Besprechung. Schon vorher hatte auch MERRIFIELD (251—257) Temperaturversuche an verschiedenen Schmetterlingen (Geometriden, Vanessen und anderen) angestellt, auf die noch zurückzukommen sein wird. Die Versuche von STANDFUSS beziehen sich auf die folgenden Species: *Pap. Machaon, Rhodocera rhamni*, *Vanessa c album, Van. urticae, Io, polychloros*, *Antiopa*, *Atalanta, cardui*, *Argynnis, Aglaja* und *Dasychira abietis.*

Es ist in allen Fällen sehr darauf zu achten, daß die Temperatureinflüsse sich während eines, bei den verschiedenen Arten anscheinend wechselnden Zeitpunktes der Entwicklung geltend machen (kritische oder sensible Periode). DORFMEISTER war der Meinung, daß (für *Van. levana* und *Euprepia caja*) die Temperatur auf Färbung und Zeichnung des Schmetterlings den meisten Einfluß während der Verpuppung habe, und zwar kurz nach derselben. Spätere Versuche mit *Van. Atalanta* brachten ihn jedoch zu der Ansicht, daß die Farbengebung später nach der Verpuppung eintrete. Nach STANDFUSS ist immer sehr darauf zu achten, daß zur Zeit des Beginnes der Einwirkung erhöhter oder niedriger Temperatur die Puppen nicht schon zu alt sind und so die Entwicklungsrichtung des Falters in bezug auf Färbung schon fixiert erscheint, was bei den genannten, schnell sich entwickelnden Arten in einer Temperatur von 19—23° C bereits innerhalb der ersten 3—4 Tage nach Ausbildung der Puppe der Fall ist. Spätere Einwirkung niederer (4—6° C) oder hoher (37—39° C) Temperatur kann dann an dieser Richtung nichts Erhebliches mehr ändern. Andererseits sind auch sehr frische (0—1 Stunde alte) Puppen, deren Chitinhaut noch wenig erhärtet ist, bei den Versuchen zu vermeiden. Sie gehen durch Kältewirkung zugrunde oder liefern verkrüppelte Falter. Am stärksten werden die Abweichungen von der Norm, wenn Puppen, welche niederen Temperaturen ausgesetzt waren, bevor sie in Zimmertemperatur übertragen wurden, einige (5—10) Tage bei (11—14° C) (Keller) gehalten wurden.

MERRIFIELD, der mit *Chrysophanus phlaeas* experimentierte, kam zu dem Resultate, daß die letzten 5—6 Tage der Puppenzeit entscheidend für die Färbung des Falters sind, und daß weder die Larven noch auch der Anfang der Puppenperiode dabei in Betracht kommen. Er schloß dies daraus, daß Puppen, die er 10 Wochen auf Eis und dann bei 30° C gehalten hatte, Falter mit schwarzer Bestäubung und schmalem Kupferband auf dem Hinterflügel lieferten. Da diese Falter demnach die Sommerform aufwiesen, so mußten die letzten Tage der Puppenzeit für die Färbung entscheidend gewesen sein. Bei anderen Arten glaubt dagegen WEISMANN, daß die kritische (sensible) Periode für den Einfluß der Temperutur auf den Beginn der Puppenzeit zu verlegen sei. „Eine allgemeine für die ganze Ordnung geltende Regel läßt sich also wohl nicht aufstellen. Sehr wichtig ist aber die später gemachte Feststellung, daß,

je nachdem man die Puppen früher oder später der ungewöhnlichen Temperatur aussetzt, entweder nur die Hinterflügel oder nur die Vorderflügel am fertigen Schmetterling sich verändert zeigen, STANDFUSS führt dies einleuchtend auf den Umstand zurück, daß die Hinterflügel den Vorderflügeln in der Entwicklung vorauseilen, wie sie sich denn auch früher ausgefärbt zeigen, wenn man den Falter vorzeitig aus der Puppe herausschält. Daraus erklärt sich, daß das kritische Stadium für die Beeinflussung der Hinterflügel schon nahezu oder ganz vorüber ist, wenn das für die Beeinflussung der Vorderflügel eintritt" (zitiert nach SEMON, 340).

Es kommt nun aber auch, wenn zwei Generationen entstehen, sehr darauf an, mit welcher experimentiert wird. So zeigen bei *Vanessa c album* und *Vanessa urticae* beide Generationen eine sehr verschiedene Reaktionsfähigkeit auf Temperatureinflüsse. Sehr empfindlich erwies sich die erste, viel weniger die zweite Generation, welche die überwinternden Falter liefert. Alle untersuchten *Vanessa*-Arten mit doppelter Generation (*Vanessa urticae* meist mit 3-facher) zeigen stets einen mehr oder weniger deutlichen Saisondimorphismus. Bei *Vanessa c album* gleicht die zweite Generation außerordentlich der nordamerikanischen *Vanessa* (*Polygonià*) *faunus* EDW., während die erste Generation namentlich im Süden (Neapel etc.) viel heller erscheint. Durch Einwirkung niedriger Temperatur kann die erste Generation zu einer Konkurrenz mit der zweiten gebracht werden, mit wesentlich dunklerer, vielfach mit moosgrünen Farbentönen gemischter Unterseite und schärfer gebuchtetem Flügelsaum. Der bei einzelnen Individuen stark verdunkelte Außenrand der Oberseite beider Flügelpaare und die in sehr leicht ausgeprägter, gelbbräunlicher Färbung vor dem Außenrande stehende Fleckenreihe führen eine große Aehnlichkeit mit *Vanessa faunus* herbei. Hohe Temperaturen verschieben die erste Generation teilweise über den Charakter der hellsten in der Natur sich findenden Sommerexemplare der zur Verwendung gelangten mitteleuropäischen Form hinaus, indes nur so weit als dies in neapolitanischen Stücken der Sommerform ebenfalls geschieht. Ein sehr interessantes Verhalten zeigt *Vanessa Io*, eine in Europa und Nordasien heimische Form, welche im Westen bis Südspanien geht. Sie entwickelt sich in Mitteleuropa regulärerweise nur in einer Generation. „Indessen beginnt sich offenbar in geeigneten Jahrgängen eine immerhin noch seltene zweite Generation einzuschalten, ohne daß ein sichtlicher Unterschied beider Generationen hervortritt. Die Art variiert überhaupt sehr wenig. Durch Einfluß niedriger Temperatur wird dieselbe jedoch sehr sichtbar umgestaltet, und zwar in der Richtung einer Annäherung an den Typus der *Vanessa urticae* (vergl. p. 1750). Puppen, welche 35 Tage im Eiskasten waren, ergaben nach 12—14 Tagen im Zimmer Falter, welche von STANDFUSS als *Vanessa Io* aberratio *Fischeri* beschrieben wurden. Charakteristisch ist auf der Oberseite die Reduktion der blauen Schuppen auf den Vorder- und Hinterflügeln und der dunkler werdende Außenrand aller Flügel. Weiter treten auf den Vorderflügeln an der Grenze des Außenrandes und der rotbraunen Grundfarbe kleine isolierte Gruppen tiefschwarzer Schuppen auf, in denen sich einzelne blaue eingemischt zeigen. Ferner verbreitert sich der der Flügelwurzel zunächst liegende schwarze Costalfleck nach innen. Alle diese Zeichnungscharaktere bedeuten Annähe-

rungen an den Typus von *Vanessa urticae.* Bei noch längerem Verbleiben der Puppen im Eisschrank kommt noch eine stark gelbliche Beimischung zur Grundfarbe der Vorderflügel hinzu, sowie ein schwarzer Fleck am Dorsalrande der Vorderflügel, genau an derselben Stelle, wo dieser Fleck bei *Vanessa urticae* liegt. Der Augenfleck der Hinterflügel wurde mehrfach stark, teilweise bis zu fast vollkommenem Verlöschen reduziert. Auf der Unterseite aller Flügel nehmen braune Schuppen bei einer Anzahl von Individuen so stark zu, daß hier der Charakter von *Vanessa Io* vollständig verloren geht und die Unterseite der von *Vanessa urticae* gleicht (Standfuss, l. c.). Wir sehen sonach durch die Kältewirkung eine Entwicklung hervorgerufen, welche in der Richtung einer Annäherung (Konvergenz) an den Typus der *Vanessa urticae* liegt, was bei dem einen Individuum in diesem, bei dem anderen in jenem Merkmale mehr, der Fall ist. Denkt man sich alle beobachteten Abänderungen in einem einzigen Exemplare vereinigt, so erhält man eine Form, wie sie Standfuss in seiner Fig. 8 Taf. 6 (vgl. Taf. II), abbildet. Wenn man berücksichtigt, daß auch sonst zwischen den beiden Arten in physiologischer und biologischer Beziehung nahe Beziehungen bestehen, es sei nur an das gleiche Aussehen und die gleiche Lebensweise der ganz jungen Räupchen, sowie an die Uebereinstimmung der Puppenform erinnert, so wird man Standfuss gewiß zustimmen, wenn er trotz der großen Differenz des gegenwärtigen Falterkleides sehr nahe verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den in Rede stehenden zwei *Vanessa*-Arten annimmt. *Vanessa Io* wird aber zufolge ihrer nicht nur von dem Typus der *Vanessa urticae*, sondern auch der verwandten Formen abweichenden Raupen- und Falterform als eine neuerdings veränderte, phylogenetisch jüngere Art aufzufassen sein. Auch auf die phylogenetischen Beziehungen der *Vanessa Antiopa* dürften nach Standfuss Temperaturexperimente Licht werfen. Das Falterkleid der ungemein verbreiteten (Europa, Nordasien, Nordamerika, Zentralamerika bis Mexiko), aber wenig variierenden Art läßt einen Schluß auf die Herkunft kaum zu. Dagegen kann die ähnliche Lebensweise der Raupe, die auffallende Aehnlichkeit des Puppenstadiums und des äußeren männlichen Genitalapparates mit *Vanessa polychloros* und *xanthomelas* als Hinweis gelten, und die durch Kälte zu erzielenden Abweichungen der normalen Färbung liefern hierfür eine weitere Bestätigung. „Nach 29 bis 34 Tagen Kälteexposition hellt sich die dunkelbraune Grundfarbe auf, ferner erhält jeder der blauen Randflecken für sich einen schwarzen Hof; nach innen treten vor diesen schwarzen Flecken vielfach Gruppen gelber Schuppen auf und bei einzelnen Individuen heben sich von der lichtbraunen Grundfarbe am Costalrand und in der Flügelmitte der Vorderflügel verdunkelte Stellen genau an den Punkten ab, wo die schwarzen Flecken bei *Vanessa polychloros* und *xanthomelas* liegen (Taf. II). Als *Vanessa Antiopa* aberratio *Roederi* hat Standfuss eine durch anhaltendere Kältewirkung erzeugte Form beschrieben, welche in manchen Punkten gerade entgegengesetzte Veränderungen aufweist. Die Grundfarbe, besonders der Hinterflügel, verdunkelt sich zu einem tiefen Samtschwarz, während die blauen Randflecken sich sehr vergrößern und die Neigung erhalten in den gelben Saum winklig vorzuspringen (Taf. II). „Bei Behandlung mit hohen Temperaturgraden erreicht *Vanessa Antiopa* nicht nur die Charaktere der südlichsten Formen

der Art von Mexiko und Guatemala, sondern geht noch in gleicher Entwicklungsrichtung beträchtlich über diese Formen hinaus." Puppen, welche 60 Stunden einer Temperatur von 37° C ausgesetzt und dann bei 24° C gehalten wurden, ergaben Falter, bei welchen nicht nur die braune Grundfarbe der Oberseite, sondern vor allem auch der gelbe Rand stark verdüstert erscheint, während die blauen Randflecken, etwa auf die Hälfte verkleinert, einen Stich ins Violette zeigen (*Vanessa Antiopa* var. *Daubii* Stfs.). „Wenn bei den bisher genannten *Vanessa*-Arten Annäherungen an andere jetzt lebende Species stets durch Einwirkung erniedrigter Temperatur erfolgten, so ergab sich bei *Vanessa Atalanta* eine solche Annäherung in einer Reihe von Punkten durch Einwirkung hoher Temperatur, und zwar in den Typus der *Vanessa callirhoë*. Durch Kälteexposition hingegen wurde eine ganz sichtliche Divergenz, eine zunehmende Abweichung von allen verwandten Arten hervorgerufen. Es entstand eine durchaus neue Form, zu der sich auch unter den bekannten in der Natur vorkommenden Aberrationen der *Vanessa Atalanta* keine Parallele oder auch nur irgendwelche Annäherung findet." Aehnlich verhält sich *Vanessa cardui*. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß Puppen, welche dem Einfluß hoher Temperaturen ausgesetzt werden, in den meisten Fällen hellere Färbung der Schmetterlinge ergeben. (Eine bemerkenswerte Ausnahme bildet *Vanessa* var. *levana*.) Umgekehrt bedingt niedere Temperatur während des Puppenstadiums meist dunklere Färbung der Schmetterlinge. Raupen, welche bei hohen Temperaturen erzogen werden, haben keinen Einfluß auf die künftige Färbung des Schmetterlings. So bezieht auch Chr. Schröder (l. c.) die erhöhte Pigmentbildung in manchen von ihm beobachteten Fällen auf Grund experimenteller Zuchten an Raupen auf die Folgewirkungen naßkalter Witterung. „Jeder Organismus hat ein Temperaturoptimum, eine Verminderung oder Erhöhung der Temperatur hat Herabsetzung der Energie zur Folge. Für Temperaturunterschiede aber sind auch die Insekten und ihre Entwicklungsstadien sehr empfindlich und jene, denen die konstitutionelle Fähigkeit hierzu zukommt, begegnen der durch Temperaturerniedrigung hervorgerufenen Verlangsamung (bzw. Hemmung) ihres Entwicklungsganges durch Mehrbildung des die Licht- und Wärmestrahlen am stärksten absorbierenden schwarzen Pigmentes, zumal ihnen die Möglichkeit der Bildung von Körperwärme durch erhöhte Nahrungszufuhr fehlt." (Schröder.)

Es ist, wie Federley (73) sagt, eine allgemein bekannte Tatsache gewesen, daß niedere Temperatur vor allem für die Vermehrung des schwarzen Pigmentes günstigt ist. „Durch die Kälte und Frostexperimente werden die dunkelsten Aberrationen erzielt, und die jüngsten Puppen sind stets die wandlungsfähigsten, während ältere in den meisten Fällen fast gar nicht mehr auf die Einflüsse der Temperatur reagieren. Die Verhältnisse in der Natur sprechen auch für einen ursächlichen Zusammenhang zwischen dem kalten Klima und der Dunkelfärbung der Schmetterlinge. Denn die im Norden und in den hohen Alpengegenden vorkommenden Arten zeigen eine viel reichere schwarze Pigmentierung als ihre Genossen aus dem Süden und dem Tiefland. Dieses Verhalten wird von Walsingham und de la Harpe (403a) so erklärt, daß das kalte Klima eine vollstän-

digere Absorption der Wärme für die Existenz der dort vorkommenden Tiere notwendig macht, was gerade durch die dunklen Farben ermöglicht wird. Die Dunkelfärbung würde somit eine durch die Kälte hervorgerufene und von der natürlichen Zuchtwahl begünstigte Anpassungserscheinung sein. Schröder (333) hat durch direkte Messungen an verschiedenen Schmetterlingen festgestellt, daß die überwiegend mit Schwarz pigmentierten Schuppen gewisser Aberrationen ein ganz erheblich höheres Absorptionsvermögen für Wärme besitzen als die Stammformen von überwiegend weißlicher, rein optischer Färbung. Es darf aber nicht vergessen werden, daß es Fälle gibt, welche mit jener Theorie nicht im Einklang stehen, indem bei erhöhter Temperatur eine Vermehrung des schwarzen Pigmentes stattfindet, während umgekehrt Kälte eine Reduktion des Schwarz bedingt. Es sei an das Beispiel von *Chrysophanus phlaeis* erinnert, der im Norden viel heller ist und weit kleinere schwarze Flecke trägt als die im Süden Europas vorkommende Aberration *eleus.*, die stark verdunkelt erscheint. Kommt doch Urech (383) bei seinen Versuchen geradezu zu dem Satze: „Daß Wärme das Dunkelwerden von Pigmentfärbung begünstigt, ist chemisch-physiologische Tatsache."

Unter den von Federley (l. c.) untersuchten Arten ist *Saturnia pavonia* die einzige, welche ausschließlich bei Einwirkung von Kälte eine Vermehrung des schwarzen Pigmentes zeigt, während Wärme und sogar starke Hitze normale oder verblaßte Falter hervorrufen. Dagegen fand er bei *Lymantria dispar* und *Arctia caja* eine stärkere schwarze Pigmentierung sowohl bei den Wärme- wie bei den Kälteexperimenten. Die von ihm gegebenen Figuren von *Arctia* zeigen allerdings eine exquisite Verdunklung durch Kältewirkung und eine ebenso ausgezeichnete Aufhellung durch Wärme. Es ist sehr bemerkenswert, daß nicht nur Farbe und Zeichnung, sondern auch Größe und Gestalt der Schuppen bei Schmetterlingen sehr wesentlich von äußeren Einflüssen abhängen, worauf namentlich Federley (l. c.) aufmerksam gemacht hat, und zwar sind die Formaberrationen der Schuppen viel leichter zu erreichen und können sogar ohne gleichzeitige Veränderungen der Farbe entstehen. Diese Verhältnisse hat ganz neuerdings auch Smolian (346a) zum Gegenstand genauer Untersuchungen gemacht.

In der Folge sind durch Merrifield, Standfuss, Chr. Schröder, sowie namentlich auch E. Fischer, Fickert, Frings u. a. die Temperaturversuche noch weiter ausgedehnt worden, indem nicht nur Warmhaustemperaturen besonders bei 40° C und Keller- bzw. Eisschranktemperaturen zwischen + 4 und 0° C angewendet wurden, sondern die Versuchstiere auch extrem hohen Wärme- und Kältegraden (+ 45 bis — 20° C) ausgesetzt wurden. Zum Unterschiede von den älteren Wärme- bzw. Kälteexperimenten, bezeichnete Standfuss die neuen Versuche als Hitze- und Frostexperimente. Es haben sich dabei zum Teil ganz unerwartete Resultate ergeben (vergl. die Figuren nach E. Fischer p. 1750 f.).

Die Puppen wurden 12 bis höchstens 20 Stunden nach dem Abstreifen der Raupenhaut zu den Experimenten verwendet. Die Expositionsdauer war stets nur eine kurze (bei Hitze 2—6 Tage hintereinander 1,5—2,5 Stunden, bei Frost 5—6 Tage lang täglich 2 × 2

Stunden), besonders wenn es sich um hohe Temperaturen handelte, die von den Tieren noch weniger gut ertragen wurden, als niedere. Die Wirkungsweise der Temperatur-Maxima und -Minima ist innerhalb der verschiedenen Lepidopterengattungen recht abweichend, da sich die Empfindlichkeit der Tiere, wie BACHMETJEW (4—7) gezeigt hat, nach dem vitalen Temperaturmaximum bzw. nach dem vitalen Temperaturminimum des Insektes richtet, das seinerseits wieder von den verschiedensten Faktoren abhängig ist. Die Ergebnisse der Wärme- und Kälteexperimente einerseits, der Hitze- und Frostexperimente andererseits sind in der Regel von Grund aus verschieden, Während sich nämlich die Färbungs- und Zeichnungsänderungen der durch mäßig niedere und mäßig erhöhte Temperaturen erzielten Falter stets in den Grenzen klimatischer Varietätenbildung halten und denselben Gegensatz zum Ausdruck bringen, wie etwa die südlichen und nördlichen Verwandten der betreffenden Art, ergeben die Hitze- und Frostexperimente Formen, die oft über das Maß bekannter Abänderungsfähigkeit hinausgehen und merkwürdigerweise häufig keine einander entgegengesetzten, sondern dieselben Entwicklungsrichtungen einschlagen. Die Wirkungsweise der Wärme- und Kälteexperimente einerseits, der Hitze- und Frostversuche andererseits ist ferner auch dadurch verschieden, daß sich bei jenen fast immer alle Individuen abgeändert zeigen, während anderenfalls nur ganz wenige Exemplare umgeprägt werden. Auch die Variationsbreite schwankt bei den Wärme- und Kälteversuchen viel weniger als bei den Hitze- und Frostexperimenten. Nach einer Zusammenstellung von STANDFUSS schwankt der Bruchteil der abgeänderten Individuen bei derselben Art und bei ganz gleicher Behandlung zwischen 2 und 15 Proz., vorausgesetzt, daß auch unbedeutende Abänderungen miteingerechnet werden. Außerdem erfolgt, wie derselbe Forscher gezeigt hat, dieses Abweichen von der Normalform, falls eine wirklich große Individuenzahl untersucht wird, auch bei dem gleichen Experiment nicht nur in höchst verschiedenem Grade, namentlich in bezug auf Vorder- und Hinterflügel, sondern selbst nach verschiedener Richtung. Das wichtigste Ergebnis ist jedoch, wie schon erwähnt das, daß die durch Hitze erzielten Aberrationen den durch Frost erhaltenen in ihren wesentlichen Eigenschaften meist auffallend entsprechen. So ergibt z. B. *Vanessa urticae* in beiden Fällen die Aberratio *ichnusoides* SOLYS. *Van. Io* die Aberratio *Antigone* FISCHER, *Van. polychloros* die Aberratio *testudo, Van. Antiopa* die Aberratio *hygiaea* HDRCH., *Van. cardui* die Aberratio *elymi* KBR. und *Van. Atalanta* die Aberratio *Klymene* FISCH.

Für alle diese Aberrationen ist es charakteristisch, daß die am Flügelvorderrand stehenden Bänderflecke mehr oder weniger vollkommen in der Richtung der Längsadern der Flügel miteinander verschmelzen und somit zu einer dunklen Längszeichnung führen. Diese Verschmelzung der Bindenflecke wird stets durch die Dunkelfärbung der sie verbindenden Adern eingeleitet, indem sich auf bzw. seitlich von diesen die ersten dunklen Schuppen bilden, gerade so wie bei der Entstehung der Querzeichnungen am Ende der ontogenetischen Entwicklung normaler Schmetterlinge. Während nun bei den Vanessen die genannten Verschmelzungen im allgemeinen zu

	D_1 Frost-Aberration	B_1 Kälte-Varietät	A Normale Form
I. *Van. urticae*			
II. *Van. Io*			
III. *Van. polychloros*			
VI. *Van. Antiopa*			

C	B_2	D_2
Wärme-Varietät	Wärme-Varietät	Hitze-Aberration

düster gezeichneten und dunkler gefärbten Formen führen, beobachten wir, daß gleichzeitig an anderen Stellen die schwarze Zeichnung durch die hellere Grundfarbe verdrängt werden kann. So verliert *Van. urticae* aberr. *ichnusoides* und *Van. polychloros* aberr. *testudo* die beiden schwarzen Flecken in den Seitenrandzellen 6 und 7, und ebenso verbreitert sich bei *Van. Antiopa* aberr. *hygiaea* der hellgefärbte Seitenrand der Flügel um ein Beträchtliches auf Kosten der schwarzen Randbinde und der dunkleren Grundfarbe. Außerdem ist aus den von Standfuss gegebenen Abbildungen zu ersehen, daß namentlich bei Frostformen der *Van. polychloros* neben der Vermehrung der schwarzen Zeichnungselemente eine helle Bestäubung der Flügelflächen zu beobachten ist. Dieselben Entwicklungsrichtungen, nach welchen sich die Zeichnung und Färbung der Vanessen unter dem Einfluß von Hitze und Frost umbildet, werden aber auch da und dort in der freien Natur eingeschlagen; allerdings sind die inmitten des Verbreitungsgebietes der Arten plötzlich auftauchenden Aberrationen höchst selten. Diesen natürlichen Aberrationen sehen nach Standfuss die künstlichen Hitzeformen am ähnlichsten, während die durch Frost erzeugten Abänderungen sehr oft in der eingeschlagenen Bahn noch weiter fortgetrieben werden und die Grenzen der natürlichen Aberrationen überschreiten. Eine neue Ueberraschung schienen weitere Experimente von E. Fischer (74—86) zu bringen, der, wie er schreibt, bei der Anwendung ziemlich hoher Wärmegrade Kälteformen (nicht zu verwechseln mit Hitze- oder Frostformen) erzogen haben will und sich damit in Widerspruch stellt zu der Annahme, daß Wärme und Kälte auf die Gestaltung der Färbung und Zeichnung des Schmetterlings eine spezifische Wirkung ausübt. Nach Fischer sollten bei den verschiedensten *Vanessa*-Arten Kälteformen gebildet werden, sobald die Puppen in einer Temperatur von 38—41° C gehalten wurden, während sich bei einer wenige Grade niedrigeren Temperatur noch typische Wärmeformen entwickelten und weitere Temperaturerhöhung die dunkeln (Hitze- resp. Frost-) Aberrationen zur Folge hatten. Vorbedingung für das Gelingen des Versuches war aber, die Atmosphäre im Thermostaten möglichst trocken zu halten, was Fischer durch Aufstellen von Schalen mit Schwefelsäure erreichte. Nach Standfuss, an den sich Gräfin Linden wandte, handelt es sich aber bei diesen angeblichen Kältevarietäten wahrscheinlich um Uebergänge zu Hitzeaberrationen, die sich auch bei seinen Experimenten regelmäßig ergeben hatten, wenn mit hohen Wärmegraden operiert worden war. Ich füge hier eine Tabelle bei, welche Gräfin Linden zusammengestellt hat und die die wichtigsten Ergebnisse der Temperaturversuche an Vanessen übersichtlich darstellt (vergl. die Figuren p. 1750 f.):

Frostaberration 0—20° C	Kältevarietät 0—10° C	Normalform
ichnusoides	*polaris*	*urticae*
Antigone (*belisaria*)	*Fischeri*	*Io*
testudo	*Dixeyi*	*polychloros*
hygia	*Artemis*	*Antiopa*
elymi	*Wiskotti*	*cardui*
Klyemene	*Merrifieldi*	*Atalanta*
Weismanni	*porima*	*prorsa*

Wärmevarietät 35—40° C	Hitzeaberration 42—46° C
ichnusa	*ichnusoides*
—	*Antigone* (*belisaria*)
erythromelas	*testudo*
—	*hygiaea*
—	*elymi*
—	*Klymene*
—	*Weismanni*

Frings (95, 96) hat dann in der Folge auch Versuche angestellt, in denen die Wirkungen der Wärme und Kälte kombiniert wurden, indem die Puppen erst einer niedrigen, dann einer hoch temperierten Umgebung ausgesetzt wurden. In den meisten Fällen resultieren aus derartigen Experimenten normale Falter. Die einander entgegengesetzen Temperatureinflüsse hatten sich aufgehoben. Doch gelang es auch, Mischformen zu erziehen, die teils die Charaktere der Wärmeformen, teils die der Kältevarietäten an sich trugen. Es ist sehr bemerkenswert, daß unter dem Einfluß wechselnder Temperatur nicht nur die Farbe, sondern auch die Form des Flügelschnittes in manchen Fällen in auffallender Weise verändert wird. So erwähnt Frings, daß Puppen von *Vanessa polychloros*, die im Freien überwintert hatten und dann 42 Stunden einer Temperatur von 38° C ausgesetzt wurden, Falter lieferten, deren Hinterflügel erstlich viel zu klein im Verhältnis zu den Vorderflügeln waren, dann aber auch durch so starke und vortretende Auszackungen des Saumes auffielen, daß sie an *Van. c album* erinnerten. Die Spitze der Hinterflügel war sogar oft zu einem langen schmalen Schwänzchen ausgezogen. Derselbe Forscher erhielt aus Puppen von *Van. urticae*, die 42 Tage bei 6° C gehalten wurden, Falter mit stark monströs ausgebuchteten Flügelrändern. Als er die frischen Puppen von *Papilio Machaon* 10mal je 8 Stunden bei — 15° exponierte und hierauf im Freien überwintern ließ, erhielt er Schmetterlinge von sehr stumpfer breiter Flügelform und kurzgeschwänzte Hinterflügel.

Im Vergleich zu den ungemein zahlreichen Arbeiten über Temperaturvarietäten bei Schmetterlingen ist die Zahl der Versuche und Beobachtungen über den verändernden Einfluß der Temperatur auf andere Insekten außerordentlich beschränkt. Ich entnehme die betreffenden Angaben der höchst verdienstvollen Zusammenstellung der einschlägigen Literatur, welche wir Bachmetjew verdanken. M. Corun (44) setzte *Phylloxera vastatrix*, die sich im Winter an den Wurzeln der Weinreben befinden, der Einwirkung erhöhter Temperatur aus (bis zu 45°) und erhielt Exemplare von goldgelber Farbe, wie solche sonst nur im Sommer vorkommen. Regen (317) fand, daß die Larven von *Gryllus campestris*, nachdem sie sich im Frühjahr das letzte Mal gehäutet hatten, verschieden gefärbte Tiere gaben, je nachdem, ob sie längere oder kürzere Zeit bei 0° C zugebracht hatten. Die Flügeldecken der ersteren waren ganz schwarz, bei manchen Exemplaren blau schimmernd. Die Elytren der letzteren Tiere hingegen wiesen größere oder kleinere gelbe Felder auf oder waren mit Ausnahme des schwarzen Geäders ganz gelb. „Eine länger andauernde Einwirkung der Kälte während des Winterschlafes auf die Larven von *Gryllus campestris* hat also in den Elytren der Ge-

schlechtstiere eine vermehrte Bildung von schwarzem Pigment zur Folge. Da das Geäder stets schwarz ist, die zwischen den einzelnen Adern liegenden Teile der Flügeldecken hingegen schwarz oder gelb sein können, so folgt, daß das schwarze Pigment ursprünglich in den Adern gebildet wurde".

Was schließlich die Käfer betrifft, so hat Jacobson (174) die Vermutung ausgesprochen, daß Temperaturversuche mit Coccinelliden- und Chrysomeliden-Puppen viel anschaulichere Resultate versprechen, als die mit Schmetterlingspuppen, da die Färbung der Käfer noch nach dem Ausschlüpfen entweder weiß, hellrosa oder gelblich ist und erst allmählich ihren bleibenden Charakter gewinnt. Von großem Interesse sind in vieler Beziehung die Versuche, welche Towers (374—376) an Käfern der Gattung *Leptinotarsa*, zu der der bekannte Colorado-Käfer (*L. decemlineata*) gehört, anstellte. Seine Versuche, über die ich nach dem Auszug von Semon (340) berichte, bestätigen zunächst die schon von Fischer bei Schmetterlingen festgestellte Tatsache, daß dieselben Aberrationen sowohl durch Hitze wie durch Frost hervorgerufen werden können. Ebenso, nur noch kräftiger, wirken Vermehrung oder Herabsetzung des Wassergehaltes der Luft. Neu ist aber der folgende wichtige Befund: Eine mäßige Reizung, ganz gleich ob sie in einer mäßigen Steigerung oder mäßigen Herabsetzung der Temperatur oder ob sie in einer mäßigen Vermehrung oder Verminderung der Luftfeuchtigkeit bestand, bewirkte eine Zunahme der Pigmentierung, sie erzeugte einen mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Melanismus. Bei weiterer Steigerung der positiven, wie der negativen Reizgrößen nahm diese Wirkung sukzessive ab, bis sie an einem gewissen Punkte zu Null wurde und nun in ihr Gegenteil umschlug. Das heißt, übermäßige Hitze oder Kälte, Feuchtigkeit oder Trockenheit bewirken Abnahme der Pigmentierung der Larve, sie erzeugen entsprechend dem Maße der Steigerung schwächer oder stärker ausgeprägten Albinismus, bis endlich bei weiterer Steigerung der Reizung die übergroße Mortalität der Weiterführung der Experimente eine Grenze setzt. Mit dem Melanismus ist gewöhnlich zugleich eine gute Ausbildung, zugleich auch sogar eine kleine Zunahme der allgemeinen Körpergröße, mit dem durch überstarke Reize induzierten Albinismus dagegen, wohl entsprechend der schädlichen Wirkung solcher Reize, die die Mortalitätsziffer stark anschwellen läßt, eine noch deutlicher erkennbare Abnahme der Körpergröße verbunden.

Die Larven der verschiedenen *Leptinotarsa*-Arten machen im Larvenstadium eine zweimalige Häutung durch. Beim Eintritt in das Puppenstadium — die Verpuppung findet unter der Erde statt — erfolgt eine weitere Häutung, die die im Dunkeln lebende Puppe in ein beinahe farbloses Kleid hüllt. Die Färbung der Imago endlich entwickelt sich unter dieser Puppenhaut. Sie erreicht ihre volle Intensität aber erst, nachdem der Käfer sich aus dem Boden herausgearbeitet und einige Tage lang gefressen hat, d. h. also unmittelbar vor dem Eintritt der Fortpflanzungsperiode. Wurden nun die Tiere nicht nur während der Verpuppung, sondern bereits während des Larvenstadiums den betreffenden Reizeinflüssen ausgesetzt, so stellte sich bei Anwendung mäßiger Reize Melanismus sowohl des Larvenkleides von der nächsten Häutung nach

Beginn der Reizung an, als auch des Imagokleides ein; bei Anwendung starker Reize erfolgte Albinismus mit gleichzeitiger Größenreduktion sowohl der Larven als auch der ausgebildeten Käfer. Für die Färbung der letzteren macht es keinen Unterschied, ob die Einwirkung schon bei Beginn der ontogenetischen Entwicklung einsetzt und sich über das ganze Larven- und Puppenstadium erstreckt oder bloß während des späten Larvenlebens und während der Verpuppung erfolgt. Beschränkt man die Reizung auf das Larvenstadium und setzt sie im Puppenstadium aus, so unterbleibt eine Beeinflussung der Färbung der Imago; die ausschlüpfenden Käfer sind dann normal gefärbt. Diese Käfer besitzen also ebensowohl wie die Schmetterlinge eine kritische oder sensible Periode für die Beeinflussung der Färbung der Imago durch die betreffenden Reize. Sicherlich wird es für die Beeinflussung der Färbung jeder der drei sukzessiven Larvenhäute auch je drei besondere, entsprechend frühere kritische Perioden geben. (R. SEMON.)

c) Theoretische Ansichten über den Einfluß der Temperatur auf Färbung und Zeichnung.

α) Die Ansichten von WEISMANN, STANDFUSS und FISCHER.

In bezug auf die Frage, wie man sich nun die Wirkung der Temperatureinflüsse (klimatische Einflüsse) auf Zeichnung und Färbung von Schmetterlingsarten vorzustellen hat, gehen die Ansichten noch sehr auseinander. WEISMANN zieht aus seinen Versuchen an *Vanessa levana-prorsa* den Schluß, „daß Kälte und Wärme nicht die unmittelbare Ursache sein könne, warum eine Puppe die *prorsa*- oder die *levana*-Form aus sich entwickelt, da er aus Puppen der dritten Generation immer nur *levana* und nie *prorsa* erhielt, gleichgültig, ob dieselben warm oder kalt gehalten wurden“. Er erklärt dies folgendermaßen: Die *levana* (Winterform) ist die primäre, ursprüngliche Gestalt der Art, die *prorsa*-Form die sekundäre, welche durch allmähliche Einwirkung des Sommerklimas entstanden ist, wobei die Verwandlung der Sommergeneration durch Kälte in die Winterform „auf Rückschlag zur Stammform, auf Atavismus“ beruht. WEISMANN vergleicht die Wirkung des Klimas mit der sogenannten „kumulativen Wirkung, welche gewisse Arzneistoffe auf den menschlichen Körper ausüben: die erste kleine Dosis bringt keine bemerkbaren Veränderungen hervor, wird sie aber vielmal wiederholt, so summiert sich ihre Wirkung, es tritt Vergiftung ein“. Im übrigen ist er der Meinung, „daß die Qualität der Abänderung wesentlich nicht von der einwirkenden Wärme, sondern vom Organismus selbst abhängt“, was ja im Grunde selbstverständlich ist, da Temperaturdifferenzen eben nur in gewissen Fällen jene charakteristischen Wirkungen ausüben. „Die Konstitution der Art spielt die Hauptrolle, nicht aber das äußere Agens, die Wärme, die vielmehr nur die Rolle des Funkens übernimmt, der, wie DARWIN sich einmal treffend ausdrückt, die brennbare Substanz entzündet, während die Art und Weise des eingeleiteten Verbrennungsprozesses von der Qualität des explodierenden Stoffes abhängt“ (WEISMANN) und an anderer Stelle: „Die Entwicklungsrichtung der

Art wird eine andere, die komplizierten chemisch-physikalischen Vorgänge im Stoffwechsel des Puppenschlafes verschieben sich allmählich derart, daß daraus als Endresultante eine neue Zeichnung und Färbung des Schmetterlings hervorgeht.“ . . . „Durch die Wärme veranlaßt, beginnt eine von Generation zu Generation sich steigernde Aenderung in den feinsten und letzten Vorgängen des Stoffwechsels, welche nicht bloß darin besteht, daß statt des einen Farbstoffes an einer bestimmten Stelle ein anderer abgelagert wird, sondern welcher es ebensogut mit sich bringen kann, daß an einer Stelle Gelb sich in Weiß, an einer anderen in Schwarz oder daß an einer Stelle Schwarz sich in Weiß umwandelt, an einer anderen aber Schwarz bleibt.“

Ein Teil der Färbung darf aber dennoch, wie er glaubt, „auch als direkte Beeinflussung des Farbenchemismus des Flügels durch die Temperatur angesehen werden“, ein Standpunkt, den auch andere Forscher teilen. So sagt Standfuss von seinen Wärme- (bis 38°) und Kälteversuchen (bis + 4°): „Es handelt sich offenbar um eine direkte Einwirkung.“ Gräfin Linden ist ebenfalls der Meinung, daß „Verfärbung der Schmetterlinge dem direkten Einfluß der mäßigen Temperaturerhöhung zuzuschreiben ist“. Auch Fischer, welcher die Temperaturformen durch Atavismus erklärt, sagt: „Die Wärmeformen (+ 35—37° C) sind direkte spezifische Produkte der mäßig gesteigerten Wärme, sie sind überhaupt die einzigen spezifischen Produkte eines bestimmten Temperaturgebietes, die wir bis jetzt kennen gelernt haben“. Nur die mäßige Kälte wirkt nach ihm „nicht spezifisch und nicht direkt, sondern sie ist eine durch mäßige Entwicklungshemmung vermittelte“. Kathariner (181) hat experimentell bewiesen, daß, wenn die Flügel der Puppe oder auch nur ein Teil derselben während der Entwicklung des Schmetterlings mit einem kalten Gegenstaud in Berührung gebracht werden, hierdurch sowohl eine deformierte Gestalt wie auch eine sehr mangelhafte Ausfärbung zeigen. Dies wäre also eine direkte Wirkung der Temperatur. Zu gleichen Resultaten ist auch Standfuss (358) in Bezug auf die Feuchtigkeit gekommen. Auf der anderen Seite hat Federley (l. c.) aus dem Umstande, daß die Veränderungen in Form und Farbe der Schuppen „nie fleckenweise auftreten, sondern immer eine streng bilaterale Symmetrie zeigen“ mit Recht geschlossen, „daß die Veränderungen der Schuppen das sichtbare Resultat tiefgreifender Stoffwechseländerungen oder Störungen sind und denselben also in erster Linie ihre Entstehung zu verdanken haben“. Er ist daher der Meinung, daß die Temperatur sowohl direkt als auch indirekt auf dem Wege des Stoffwechsels auf die Schuppen einwirkt. Obwohl die indirekte Wirkung zweifellos als die wichtigere angesehen werden muß, darf die direkte doch nicht außer acht gelassen werden.“ In seiner zweiten Abhandlung „Neue Versuche zum Saisondimorphismus der Schmetterlinge“ erklärt Weismann ausdrücklich, daß er „eine direkt abändernde Wirkung der Wärme für erwiesen halte“, daß dies aber „nicht die einzige Art der Entstehung saisondimorpher Verschiedenheiten ist, sondern daß es auch einen adaptativen Saisondimorphismus gibt“. Speziell auf die Erklärung des Saisondimorphismus bei *Vanessa levana-prorsa* kommend, sagt er unter anderem: „Viele dieser Umwandlungen (bei dieser und anderen

Schmetterlingsarten) können unmöglich einfach chemische Prozesse sein, veranlaßt durch die Wirkung höherer Wärme auf die Pigmentbildner des Puppenflügels und vergleichbar etwa der Rötung des blauen Lackmuspapiers durch Säure. Alles, was ich (WEISMANN) darüber vor 20 Jahren geschrieben habe, halte ich heute noch für vollkommen richtig: ‚ausgehend von der vorhandenen Zeichnung, hat sich eine neue entwickelt'. Aber während ich damals noch glaubte, diese Neubildung doch immerhin als eine Reaktion des spezifischen *levana*-Organismus auf höhere Wärme betrachten zu müssen, erkenne ich jetzt, daß Wärme hierbei überhaupt nicht als eigentliche Ursache mitspielt, sondern daß es sich um einen Züchtungsprozeß handelt, der unabhängig von der Temperatur vor sich ging und der einen Teil der Ide zu *prorsa*-Iden allmählich umstempelte. Diese *prorsa*-Ide wurden aber zugleich so eingerichtet, daß sie bei der Einwirkung höherer Temperatur, wenn dieselbe im Beginn der Puppenperiode einwirkte, aktiv werden, während bei niederer Temperatur die *levana*-Ide aktiv werden. Wärme ist also nur der Auslösungsreiz für die *prorsa*-Anlagen, Kälte der für die *levana*-Anlage . . . . . Diese Tatsachen zwingen zur Annahme, daß, abgesehen von Wärmeeinflüssen, ein Alternieren der beiden Formen von der Natur vorgesehen ist, daß in der ersten Brut die *prorsa*-Ide, in der zweiten, d. h. der ersten Generation von Schmetterlingen des folgenden Jahres, die *levana*-Ide im voraus schon zur Aktivität disponiert sind, und daß sie vom wirklichen Aktivwerden nur durch besondere äußere Einflüsse abgehalten werden können. Der wichtigste dieser Einflüsse ist die Temperatur zur Verpuppungszeit, und zwar in dem Sinn, daß viele Individuen der ersten Jahresbrut durch Kälte zur *levana*- oder doch *porima*-Form bestimmt werden können und nahezu die meisten Individuen der zweiten Brut durch Hitze zur *prorsa*-Form. Offenbar ist alles darauf eingerichtet, daß im Sommer ausgeschlüpfte Falter die *prorsa*-Form besitzen, und zwar auch dann, wenn der Sommer nicht heiß ist, und daß alle im Frühjahre ausschlüpfenden Falter die *levana*-Form besitzen, auch wenn das Frühjahr recht warm ist, wie es ja oft vorkommt." Ich habe diese Ausführungen WEISMANNS hier wörtlich wiedergegeben, weil sie seinen Standpunkt besonders kennzeichnen, den ich freilich nicht zu teilen vermag, und zwar schon aus dem Grunde nicht, weil alle seine theoretischen Betrachtungen sich fast ausschließlich an die Erscheinung des Saisondimorphismus knüpfen und die künstlich erzeugten Varietäten nur wenig berücksichtigt werden. Auf Grund der zur Zeit vorliegenden Erfahrungen kann man aber nicht zweifeln, daß saisondimorphe Arten, klimatische Varietäten und künstlich erzeugte Wärme- und Kältevariationen hinsichtlich der wesentlichen Ursachen ihrer Entstehung und der Art der Bewirkung miteinander übereinstimmen. WEISMANN legt meines Erachtens viel zu wenig Gewicht auf die physiologische Seite der ganzen Frage, die doch dabei meines Erachtens das Wesentlichste ist. „Befangen in der Zaubergewalt der DARWINschen Selektionsidee, hat man", wie FUCHS (102) sehr treffend bemerkt, „ganz und gar vergessen, daß uns die Selektionshypothese absolut keine Kenntnis von dem Mechanismus der Tierfärbung zu bieten vermag. Denn diese Hypothese konnte niemals eine Erklärung darüber geben, durch welche

Faktoren die Tierfärbung zustande kam. Die Anhänger der Selektionshypothese begnügten sich damit, die Tierfarben als etwas Gegebenes hinzunehmen und damit weiter zu operieren, um mit Hilfe von wertenden Urteilen eine Reihe biologischer Erscheinungen zu erklären.“ Die Zuchtwahl vermag uns auch nicht darüber aufzuklären, warum, was doch unbedingt vorausgesetzt werden muß, diese oder jene Anordnung der Farbstoffe, d. h. eine bestimmte Zeichnung aus inneren physiologischen Ursachen entstehen kann. Nur die physiologische Forschung ist, wie Fuchs bemerkt, imstande, eine befriedigende Grundlage zu einer mechanistischen Erklärung des ganzen großen Fragenkomplexes der Tierfärbung zu bieten.

Auch Standfuss knüpft an seine Versuche interessante theoretische Betrachtungen, deren genaues Studium im Zusammenhalt mit den tatsächlichen Befunden allen denen auf das angelegentlichste empfohlen sei, die eine direkt verändernde Einwirkung äußerer Einflüsse auf die Umbildung der Organismen beharrlich leugnen und so die Artbildung (bzw. die Entstehung von Abänderungen, welche das Material der Selektion bilden) einem wirklichen Verständnis mehr und mehr entziehen.

Ohne auf das Detail der Betrachtungen von Standfuss einzugehen, seien nur einige der wesentlichsten Punkte hervorgehoben. Offenbar kann man alle durch Temperatureinflüsse hervorgebrachten Abweichungen jeder der untersuchten Schmetterlingsarten als Glieder einer Reihe betrachten, „von denen jedes im allgemeinen einer bestimmten, in einer gewissen reaktionsfähigen Entwicklungsphase eingreifenden Temperatureinwirkung entspricht“. Am einen Ende dieser Reihe stehen Formen, welche sich in allen ihren Merkmalen phylogenetisch älteren Typen nähern (atavistische, regressive Formen), sie entstehen in einem Falle (*Vanessa c album*, *urticae*, *Io*, *Antiopa*) durch Erniedrignng, seltener (*Vanessa Atalanta* und *cardui*) durch Erhöhung der Temperatur. Am anderen Ende der Reihe stehen umgekehrt Formen „die sich von dem Grundtypus der Art oder sogar von dem Typus aller verwandten Arten mehr oder weniger entfernen und daher als progressiv sich charakterisieren. Bei den oben zuerst genannten *Vanessa*-Arten wären demnach die Wärmeformen, bei *Vanessa Atalanta* und *cardui* die Kälteformen als progressiv zu bezeichnen. Standfuss legt auf den Umstand, daß es sich hier zum Teil um neue Formen handelt, „wie sie bisher niemals und nirgends beobachtet wurden, und mithin etwas ganz Neues, noch nicht vorher Gewesenes darstellen“, mit Recht das größte Gewicht und erblickt gerade hierin einen Beweis „für den maßgebenden Einfluß der direkten Wirkung der Außenwelt auf die Entwicklung der Arten“. Ein solcher prägt sich aber auch in den experimentell erzeugten regressiven Formen aus, indem dieselben vielfach „bessere Schutzfarben aufweisen, als die gegenwärtig lebenden Typen jener in Frage kommenden Arten“ (so insbesondere die Unterseite gewisser Kälteformen von *Vanessa Io* und *Antiopa*). Gewiß hätte die natürliche Zuchtwahl sich solcher Formen bemächtigt und sie fixiert, wenn sie jemals auf natürlichem Wege entstanden wären. Es fehlte aber offenbar eine genügend niedrige Temperatur.

Wenn wir annehmen dürfen, daß bei gewissen Schmetterlingsarten eine Annäherung des Falterkleides an ältere Typen durch Einwirkung niedriger Temperaturen bewirkt wird, und daß dieser Ein-

fluß bis zu einem gewissen Grade mit der Intensität der Kältewirkung gesteigert wird, so darf man wohl schließen, „daß die Divergenz des Falterkleides von jenen älteren Typen durch den entgegengesetzten Einfluß, also unter Einwirkung steigender Temperaturen erfolgte". „Umgekehrt, stellt sich bei einer anderen Artengruppe experimentell eine Konvergenz des Falterkleides an ältere Typen durch Erhöhung der Temperatur heraus, so wird die Divergenz unter Einwirkung sinkender Temperaturen erfolgt sein".

Wie erwähnt, erweist sich die Reaktionsfähigkeit verschiedener Arten äußeren Einflüssen gegenüber als eine bezüglich ihrer Intensität gradweise sehr verschiedene. Ja auch eine und dieselbe Art zeigt sich bezüglich ihrer Reaktionsfähigkeit in den beiden Generationen nicht gleich. Nach Standfuss würde hier die folgende Regel gelten: „Je größer die Zahl der Generationen ist, welche schon ein gewisses Kleid getragen haben, desto mehr ist dieses Kleid gegenüber äußeren (Temperatur-) und inneren (Hybridations-)Einflüssen geschützt und befestigt".

Die Tatsache, daß experimentell durch Einwirkung extremer Temperaturen, wie sie selbst in den entlegensten Flugorten des Verbreitungsgebietes tatsächlich niemals oder doch nur annähernd so dauernd vorkommen, mit einem Schlage Formen erzeugt werden können, welche sich in der Natur gar nicht finden oder nur in den südlichsten oder nördlichsten Flugorten der betreffenden Art, erklärt Standfuss dadurch, „daß bei jenen südlichsten oder nördlichsten Formen der verschiebende Faktor lange Zeiträume hindurch in geringerer Intensität einwirkte, und daß die kleinen durch ihn hervorgerufenen Veränderungen sich vererbten und dadurch allmählich steigerten. Wir erhöhen die Intensität des Faktors und erhalten so sprungweise Formen, welche sich jenen in der freien Natur sehr allmählich herausgebildeten mehr oder weniger annähern." Ein Beispiel: „*Pap. Machaon,* der in seiner zweiten, sich etwa im Laufe des Juli entwickelnden Generation in Zürich als Puppe von einer Durchschnittstemperatur von 18,4° C getroffen wird, kann in von Zürich stammenden Individuen durch konstante Einwirkung von 37—38° C auf das Puppenstadium direkt in eine Form verwandelt werden, wie sie im Juli bei Jerusalem fliegt. Jerusalem hat aber im Juli nur eine Durchschnittstemperatur von 24,5° C und wenn die Puppen der zweiten Generation von Zürich konstant mit einer Temperatur von 24,5° C behandelt werden, so zeigen die Falter keine bemerkbaren Veränderungen, verglichen mit normalen Exemplaren der zweiten Züricher Generation. Es würde also die Einwirkung von 24,5° C auf die Züricher Puppen einer außerordentlich hohen Zahl von Generationen gegenüber wiederholt werden müssen, um das Gewand des Jerusalemer Typus zu erreichen." Bezüglich der neuen progressiven Formen, die in der Natur überhaupt nicht vorkommen, glaubt sich Standfuss, gestützt auf die Resultate seiner Experimente, berechtigt, anzunehmen, daß solche Formen in ähnlichem Gewande in der Natur auftreten würden, wenn ähnliche Einflüsse, wie die bei den Versuchen in extremem Maße einwirkenden, auch in geringerem Grade, aber durch eine lange Reihe von Generationen hindurch auf sie einwirken würden. Es sei übrigens bemerkt, daß die durch Temperatureinwirkungen erzeugten Veränderungen nicht nur die Färbung, Größe

und Zeichnung, sondern auch die Gestalt der Flügel betreffen können, wie Standfuss bei *Vanessa*-Arten mit Bezug auf die Zacken des Außenrandes zur Evidenz erwiesen hat.

Von späteren experimentellen Ergebnissen erscheint mir bei weitem am wichtigsten der Unterschied zwischen den Wärme- und Kälteversuchen einerseits, den Hitze- und Frostversuchen auf der anderen Seite.

„Bei Kälte- und Wärmeversuchen erfolgt", sagt Standfuss, „Umgestaltung des gesamten Materials, und zwar bei verschiedenem Vorgehen in verschiedenem Sinne und Maße, indes bei gleichartiger Richtung und ohne besonders große Schwankungen von Individuum zu Individuum. Niemals trat eine durch das Kälteexperiment hervorgerufene spezifische Entwicklungsrichtung bei Wärmewirkung auf die gleiche Species auf, niemals erfolgte auch das Umgekehrte. Es handelt sich offenbar um eine direkte Einwirkung. Das jeweilige Kälteexperiment und das daraus resultierende Falterkleid, ebenso wie das Wärmeexperiment und der sich daraus ergebende Imaginaltypus verhalten sich wie Ursache und Wirkung. Ganz anders bei den Frost- und Hitzeexperimenten. Hier erfolgt niemals eine Umprägung sämtlicher Versuchsobjekte in gleichem, von der Normalform abweichendem Sinne. Zunächst ist zu betonen, daß sich durchaus als Regel der bei weitem größte Teil derselben überhaupt in keiner Weise ändert. Ferner lassen sich in dem verschobenen Rest zwar für gewisse Individuengruppen eine Anzahl von Gesetzmäßigkeiten in der Umgestaltung deutlich erkennen, aber die eine Individuengruppe läuft dabei oft genug, verglichen mit einer anderen, in vollkommen divergenter Richtung, selbst bei einem und demselben Experiment. Weiter resultieren bei den Minusgraden, wenn eine gewisse Grenze überschritten wird, selbst bei sehr wesentlichen Unterschieden (— 8 bis 18 ° C) qualitativ die gleichen Abweichungen, nur nicht in gleichem Prozentsatz, und ähnlich liegt es bei der extremen Plusreihe. Bei den Kälte- und Wärmeversuchen dagegen genügten selbst geringe Gradunterschiede, wenn nur konstant angewendet, um unter sich verschiedene Varietätenreihen zu erzeugen."

Standfuss kommt daher zu dem Schluß, daß Hitze und Frost die Entwicklung der Puppen unterbricht, wobei das Insekt in einen Zustand der Lethargie versetzt wird. Diese extremen Temperaturen „wirken nicht direkt, sondern indirekt, indem wahrscheinlich auf der Basis dieses lethargischen Zustandes sich Vorgänge abspielen können, die eine Veränderung des Schmetterlings in eigentümlicher Richtung bedingen; und zwar ist es für die Gestaltung dieser Entwicklungsrichtung annähernd gleichgültig, ob das lethargische Stadium durch Frost, durch Hitze oder vielleicht auch noch durch andere störende Einflüsse bedingt wurde".

Bezüglich der Frage, warum die Einwirkung der Wärme oder Kälte auf die Puppen bei verschiedenen Arten von Schmetterlingen nicht dieselbe ist, sagte Standfuss bereits 1894 folgendes: „Fragen wir nach den Gründen, weshalb sich bei den dargelegten Versuchen die eine Art lediglich in ihrem gegenwärtig zu beobachtenden Rahmen verschiebt, die andere Art aber über diesen Rahmen heraustritt, so dürfte die Sache so liegen, daß diejenigen Arten, welche in ihrem

gegenwärtigen oder doch einem diesem sehr ähnlichen Gewande schon lange Zeiträume hindurch auf der Erde vorhanden waren — d. h. kurz ausgedrückt, phylogenetisch ältere Arten — unter die erste Kategorie fallen, hingegen diejenigen Species, welche ihr gegenwärtiges Kleid erst wesentlich kürzere Zeit besitzen (phylogenetisch jüngere Arten), der zweiten Kategorie angehören".

Man wird zugeben müssen, daß auch die theoretischen Betrachtungen von STANDFUSS vom Standpunkte der Physiologie aus nur wenig befriedigen können, denn es ist doch im wesentlichen nur eine Umschreibung der Tatsachen, wenn von einer durch Wärme resp. Kälte direkt bewirkten „Umgestaltung des gesamten Materials" und weiter von „Vorgängen" gesprochen wird, welche sich (bei Einwirkung von Hitze- oder Frosttemperaturen) „auf der Basis eines lethargischen Zustandes abspielen und eine Veränderung des Schmetterlings in eigentümlicher Richtung bedingen".

Das gleiche gilt von FISCHERS (l. c.) Auffassung. Nach seiner Ansicht sind thermische Reize nur dadurch wirksam, daß sie der Stammesgeschichte des Schmetterlings angehörige, während der Puppenentwicklung sich wiederholende Zeichnungsstadien zur Auslösung bringen. Er ist der Meinung, daß entsprechend dem „biogenetischen Grundgesetz" HAECKELS „jeder einzelne sich entwickelnde Falter in der Puppe sukzessive alle jene Zeichnungsstadien abgekürzt wiederholt, welche die betreffende Art im Laufe ihrer phyletischen Entwicklung durchlaufen hat". Dabei brauchen „die Farben als solche nicht augenfällig zum Vorschein zu kommen, sondern bloß die ihnen (später) zugrunde liegenden Elemente, die späteren Farbenträger, in ihren ersten Anlagen aufzutreten, um bald von denen des nächstfolgenden phyletischen Stadiums in allmählichem Uebergang verdrängt zu werden". Demgemäß wird das angelegte phyletische Stadium in dem entsprechenden Moment durch die Kälte fixiert. Wirkt die Kälte noch längere Zeit ein, dann kommen die phyletisch späteren Stadien nicht mehr zur Entwicklung: „der Falter wird durch die andauernde Kälte auf seinem fixierten Stadium erhalten, er bleibt auf demselben stehen bis zu seiner völligen Ausfärbung". So kommt FISCHER zu der kühnen Annahme, daß mäßige Kälte die Zeichnung der Eiszeitform (von *Van. levana-prorsa*) fixiert, durch das Frostexperiment sollten noch ältere Zeichnungsmuster (die des Miocäns) zur Entwicklung gelangen, und ebenso wie Frost, so sollte auch Hitze (Temperatur über 40°) hemmend auf die Zeichnungsfolge der Puppenflügel einwirken: „Die Puppen reagieren nicht mehr auf so hohe Wärme, weil sie sich im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung nie an solche anzupassen Gelegenheit hatten." Als Resultat erhält man Falter, als ob die Puppen die ganze Zeit einer Temperatur von 0° ausgesetzt gewesen wären. FISCHER nimmt also einen Stillstand in der Entwicklung der Puppe an, welche entweder zu hohen oder zu niedrigen Temperaturen ausgesetzt ist, wobei sich eine Rückschlagsform ergibt. Bei der Wirkung mäßig erhöhter Wärme (ca. 35° C) entsteht eine neue, „noch nie dagewesene" Form als direkte Folge der Reaktion der Puppe auf eine über die gewöhnliche gesteigerte Temperatur". In allen übrigen Fällen setzt er eine indirekte Wirkung voraus, wozu er sich hauptsächlich durch den Nachweis berechtigt fühlt, daß trockene Wärme gleichsinnige

Veränderungen hervorruft wie Kälte. Bei aller Anerkennung der experimentellen Ergebnisse dieses Autors kann ich doch mit dem Urteil nicht zurückhalten, daß seine theoretischen Folgerungen und Hypothesen nicht als genügend begründet gelten können (vgl. Garbowski, 109). Auch Chr. Schröder (329) hält die aberrativen, experimentell erzeugten Lepidopterenformen „für im wesentlichen durch rückschlägige Zeichnungselemente charakterisierte Formen“ ist aber nicht abgeneigt, eine direkte Beeinflussung für möglich zu halten. Dagegen stellt er in Abrede, daß auch progressive Formen gewonnen werden können. Nach Federley „können wir uns die Wirkung mäßig gesteigerter Temperatur auf die Schuppen teils als eine indirekte, teils als eine direkte vorstellen. Erstere besteht in einer kräftigen Anregung des Stoffwechsels, speziell der Zirkulation der Hämolymphe, welche lebhafter und kräftiger wird und dadurch wahrscheinlich zur Zeit der Entwicklung der Schuppen eine reichlichere Chitinabsonderung ermöglicht. Die direkte Einwirkung zeigt sich als eine Vergrößerung des Volumens der Körpersäfte (! B.), wodurch dieselben einen größeren Druck ausüben“, worauf er namentlich die verschiedenen Schuppenformen beziehen will, indem er sich vorstellt, daß, wie die Flügel selbst, so auch die einzelnen Schuppen durch unter Druck eindringende Hämolymphe ausgedehnt werden. Ich halte dies mit Rücksicht auf die anatomischen Verhältnisse für nicht zutreffend.

In allen den bisher erwähnten Arbeiten ist immer wieder von direkten und indirekten Temperaturwirkungen die Rede und es erscheint daher durchaus erforderlich, sich zunächst einmal klar darüber zu werden, was man unter diesen Ausdrücken eigentlich zu verstehen hat. Wenn ich Weismann richtig verstehe, so bezeichnet er als direkte Wirkung eines Temperatur- (oder sonstwie gearteten) Reizes eine solche, die eine Aenderung der Farbe resp. Zeichnung dadurch hervorbringt, daß sie unmittelbar den „Farbenchemismus“, also wohl die Bildung und Absonderung der Farbstoffe beeinflußt. Genauer ausgedrückt würde es sich also wohl um eine Beeinflussung der Schuppenbildungszellen selbst handeln. Man wird zugeben müssen, daß eine direkte Wirkung in diesem beschränkten Sinne von vornherein nicht eben als sehr wahrscheinlich gelten kann. Viel eher würde an eine indirekte Wirkung in dem Sinne zu denken sein, daß die Temperaturreize den gesamten Stoffwechsel der Puppe in diesem oder jenem Sinne beeinflussen, oder daß Veränderungen des Säftestromes (Zirkulation) oder der Atmung (resp. O-Zufuhr) mit beteiligt sind. In der Tat findet man oft die Meinung ausgesprochen, daß die beobachteten Abänderungen wohl auf einer Veränderung des Stoffwechsels durch Wärme oder Kälte beruhen dürften. So sagt z. B. Weismann: „die chemisch-physikalischen Vorgänge im Stoffwechsel des Puppenschlafes verschieben sich allmählich derart, daß eine neue Zeichnung und Färbung des Schmetterlings hervorgeht“. Auch Federley (l. c.) betrachtet wie Gräfin v. Linden die durch mäßige Temperatur entstehenden aberrativen Formen „hauptsächlich als das Resultat der durch gesteigerte oder erniedrigte Temperatur veränderten Stoffwechseltätigkeit in der Puppe“. Da es nun nachgewiesen ist, daß die Pigmente keineswegs immer in den Schuppen-

bildungszellen entstehen, sondern diesen von außen her durch den Säftestrom zugeführt werden, da ferner die ganze Entwicklungsgeschichte eines gewissen Pigmentes sich, soweit wir dies wissen, sicher nicht ausschließlich in denjenigen histologischen Elementen abspielt, in denen es schließlich endgültig abgelagert wird, so müssen wir schließen, daß etwaige verändernde Einflüsse sich sicher nicht nur in den Endstationen (eben den Schuppenzellen) geltend machen werden, sondern daß es sich im weitesten Sinne des Wortes um das „Soma", die Gesamtheit der Körperzellen, handelt, die in der mannigfaltigsten Weise an diesen Vorgängen der Farbengebung beteiligt sind. Es erscheint daher meiner Meinung nach durchaus unzulässig, als „direkte" Einwirkungen „äußerer" Reize bloß solche zu verstehen, die nur auf die Schuppenzellen sich erstrecken, sondern wir müssen den Begriff der direkten Wirkung in diesem Falle weiter fassen und darunter die Gesamtheit der im einzelnen sehr mannigfaltigen Reizwirkungen verstehen, welche durch das verändernde Agens (Temperatur etc.) in den verschiedenen Organen und Geweben des sich entwickelnden Organismus bewirkt werden. Dies ist von Seite derjenigen Forscher, die sich mit den einschlägigen Fragen beschäftigten, bisher nicht geschehen, und so erklären sich die mannigfachen Unklarheiten der Darstellung, denen man auf Schritt und Tritt in der sehr umfangreichen Literatur begegnet, zur Genüge. So vertritt, um nur ein besonders auffallendes Beispiel zu nennen, Gräfin Linden die Ansicht, daß (bei Vanessen) direkte Temperaturwirkungen nur für die rote Grundfarbe, indirekte aber für das schwarzbraune Pigment gelten. „Wenn wir", sagt Gräfin Linden, „die Verdunkelung der roten Grundfarbe des Schmetterlingsflügels auf eine direkte Wärmewirkung zurückzuführen berechtigt sind, so muß die Bildung des schwarzbraunen Pigmentes der indirekten Wirkung der thermischen Reize zugeschrieben werden." Sie stützt sich dabei hauptsächlich auf Versuche über das Verhalten des roten Farbstoffes von *Vanessa urticae* und *Io* höheren Wärmegraden gegenüber (l. c.). Wurde eine wässerige Lösung des roten Schuppenpigmentes von sherrygelber Farbe einer konstanten Temperatur von 56° C ausgesetzt, so machte sich nach 7 Tagen ein deutlicher Farbenwechsel bemerkbar, die Lösung wurde immer feuriger rotgelb. Noch auffallender waren die Farbenunterschiede nach weiteren 3 Tagen, die Lösung hatte nun ein intensiv braunrotes Aussehen erhalten, das in ganz auffallender Weise von der im Dunkeln gelassenen, in ihrer Färbung unveränderten Kontrollösung abstach. „Die Verfärbung des Schuppenauszuges war somit in derselben Richtung erfolgt, wie es die rote Grundfarbe der *Vanessa*-Flügel zu tun pflegt, wenn deren Puppen sich bei erhöhter Temperatur entwickeln. Die Pigmententwicklung im Paraffinofen hatte den gleichen satten Farbenton angenommen, wie die Grundfarbe der Flügel südlicher Vanessen-Varietäten." Der Versuch wurde mit einer Lösung des roten Exkrementfarbstoffes wiederholt und führte abermals zu dem gleichen Erfolg. Durch Kältewirkung wurden Lösungen des *Vanessa*-Rots dagegen nicht merklich in der Farbe beeinflußt.

Wenn man es nun auch vielleicht für nicht unwahrscheinlich halten kann, daß die sattere, glänzendere Entwicklung der roten Grundfarbe bei den Wärmeformen der Vanessen durch eine direkte Einwirkung der erhöhten Temperatur auf die betreffenden Schuppen

wenigstens mitbedingt wird, so läßt sich dies doch keineswegs auch für die schwarzbraunen Schuppen annehmen, da weder durch Wärme- noch durch Kältewirkung in den roten Farbstofflösungen Veränderungen auftreten, die darauf hindeuten, daß durch direkte Einwirkung außergewöhnlicher Temperaturen solche Pigmente entstehen. In dieser Beziehung ist ja auch die Tatsache bemerkenswert, daß Wärme bald Dunkelheit, bald Helligkeit der Falter bewirkt. So haben wir auch in der *Vanessa*-Gruppe den Fall, daß die meisten Arten durch Wärme heller werden, *Vanessa levana-prorsa* aber dunkel. Dies weist nach der Ansicht Eimers (l. c.) darauf hin, „daß es sich in der Wärmewirkung nicht um eine Förderung des Ablagerns, bzw. der Bildung von dunklem Farbstoff handelt, sondern vielmehr um Erzeugen von organischen Verbindungen, welche bald die eine, bald die andere Farbe haben. Wärme und Kälte wirken auf den gegebenen Organismus gemäß seiner Zusammensetzung verschieden, und es handelt sich also um die Wirkung innerer oder konstitutioneller Ursachen in Verbindung mit dem äußeren Reiz der Wärme oder Kälte, bzw. um durch diesen aus dem gegebenen Stoff gestaltete Neu- und Umbildung.“

Einen besonderen Standpunkt nimmt Weismann ein, indem er fast ausschließlich mit indirekten Wirkungen der Temperaturreize rechnet und der direkten Bewirkung nur geringe Bedeutung zuschreibt. Freilich ist dasjenige, was man in seinem Sinne als indirekte Temperaturwirkung zu bezeichnen hätte, wesentlich von dem verschieden, was die anderen Autoren darunter gewöhnlich verstehen. Nach der Auffassung Weismanns besteht jeder Organismus aus zwei ganz verschiedenen Systemen lebender Substanz: erstlich das Keimplasma mit seinen Iden und Determinanten, welches als Träger der vererbbaren Eigenschaften eine Summe von „Anlagen“ darstellt, aus welchen sich alle für die Art und das Individuum charakteristischen Eigenschaften entwickelt und dann das somatische Plasma (Soma, Körperzellen), welches jenem gewissermaßen als sein Erzeugnis gegenübersteht. Während naturgemäß das letztere vom Keimplasma entscheidend beeinflußt wird, soll dieses von jenem so gut wie vollkommen unabhängig sein, so daß zwar die geringsten irgendwie entstandenen Abweichungen des Keimplasmas sich sofort in entsprechenden Veränderungen des Somas widerspiegeln, die ausgeprägtesten und eingreifendsten dieses letzteren aber das Keimplasma gar nicht beeinflussen. Daraus folgt ohne weiteres der vielbesprochene Satz von der Nichtvererbbarkeit erworbener Eigenschaften. Von diesem Standpunkt aus wären demnach auch alle unter dem Zwang äußerer Einflüsse (Reize) etwa entstehenden Aberrationen lediglich individueller (somatischer) Natur und ohne jede Bedeutung für die Bildung von Varietäten und Arten. Weismann sah sich allerdings gerade auf Grund von Temperaturexperimenten sehr bald gezwungen, seinen Standpunkt wesentlich zu ändern und mindestens das Prinzip der Unveränderlichkeit der Erbsubstanz (des Keimplasmas) aufzugeben.

Da sich nämlich, wie unten noch näher zu besprechen sein wird, herausgestellt hat, daß manche der durch Temperatureinflüsse erzeugten Aberrationen auch vererbt werden können, wovon sich Weismann selbst überzeugt hat, da aber nach seiner Auffassung nur Anlagen des Keimplasmas vererbbar sind, so hält er es nunmehr für

wahrscheinlich, „daß manche allgemeine Ernährungsabänderungen oder klimatische Einflüsse auch das Keimplasma treffen und durchaus nicht für undenkbaar, daß sie hier zuweilen nicht **alle**, sondern nur **ganz bestimmte** Determinanten allein verändern“. Beweisend dafür scheint ihm das schon früher geschilderte Verhalten von *Polyommatus phlaeas*, dessen rotgoldene Flügel sich an der Oberseite schwärzen, wenn die Puppe erhöhter Temperatur ausgesetzt wird, während reines Rotgold als Folge erniedrigter Temperatur (Kältewirkung) zur Geltung kommt. Bei seinen diesbezüglichen Versuchen verwendete WEISMANN keineswegs sehr hohe oder sehr niedere Temperaturen (+ 10° C und + 38° C), wie es wohl wünschenswert gewesen wäre und erhielt auch verhältnismäßig geringgradige Abweichungen. Er schließt daher, „daß sowohl Wärme wie Kälte bei der einzelnen Puppe nur schwache Veränderungen hervorrufen, und daß das reine Rotgold der nordischen, das Schwarz der südlichen Form das Resultat eines langen Vererbungs- und Häufungsprozesses ist, in welchem das Keimplasma so verändert wurde in bezug auf die betreffenden Flügeldeterminanten, daß dieselben auch bei minder extremen Temperaturen doch noch die südliche resp. die nördliche Form ergeben. Da diese Determinanten nicht nur in der Flügelanlage der Puppe anzunehmen sind, sondern natürlich auch in den Keimzellen derselben, so müssen beide von den verändernden Temperaturen getroffen werden und nach der Kontinuität des Keimplasmas muß sich jede im Einzelleben entstandene, noch soch so geringe Aenderung dieser Determinanten auf die folgende Generation fortgesetzt haben.“ „So wird es verständlich“, fährt WEISMANN weiter fort, „daß somatische Veränderungen, wie die Schwärzung der Flügel durch Wärme, sich scheinbar direkt vererben und häufen können im Laufe von Generationen: in Wahrheit ist es nicht die somatische Abänderung selbst, welche sich vererbt, sondern die ihr korrespondierende, von dem gleichen äußeren Einfluß hervorgerufene Abänderung der entsprechenden Determinanten im Keimplasma der Keimzellen, die Determinanten der folgenden Generation.“ In ganz entsprechender Weise glaubt WEISMANN auch die von STANDFUSS, FISCHER, MERRIFIELD u. a. erhaltenen Kälteaberrationen verschiedener *Vanessa*-Arten deuten zu dürfen. „Theoretisch“, sagt er, „werden wir diese merkwürdigen Aberrationen (Variationen) so zu verstehen haben, daß durch die Kälte die Determinanten der Flügelschuppen in der Flügelanlage der jungen Puppe verschieden beeinflußt werden, daß einige Arten derselben dadurch gestärkt, andere aber erheblich geschwächt, gewissermaßen gelähmt werden, und daß auf diese Weise das eine Farbenfeld sich weiter ausbreitet auf dem Flügel als normalerweise, das andere weniger, während ein drittes ganz unterdrückt wird. Daß bei dieser Verschiebung des Gleichgewichtes zwischen den Determinanten vorwiegend ein phyletisch älteres Zeichnungsmuster herauskommt, läßt darauf schließen, daß im Keimplasma der modernen *Vanessa*-Arten noch mehr oder weniger Vorfahrendeterminanten neben den modernen enthalten sind. Man möchte fast daran denken, ob diese die Kälte etwa besser ertragen als die modernen, weil ihre ursprünglichen Träger, die alten Arten der Eiszeit, an größere Kälte gewöhnt waren. doch stehen diesem Gedanken die Erfahrungen von FISCHER entgegen, nach welchem

Forscher dieselben Aberrationen auch durch abnorm hohe Wärme erzielt werden können."

Tritt man unvoreingenommen an eine Würdigung dieser Erörterungen heran, so wird man, glaube ich, nicht umhin können, zuzugeben, daß hier einer Theorie zuliebe den Tatsachen Gewalt angetan wird. Wenn durch Versuche festgestellt ist (und dafür gibt es zahlreiche Beispiele), daß durch genügend intensive Temperaturreize ganz plötzlich höchst auffallende und keineswegs nur geringfügige Farbenänderungen bewirkt werden, so liegt doch nicht der geringste Grund vor, anzunehmen, daß bei der einzelnen Puppe immer nur schwache Veränderungen hervortreten, um so der Vorstellung eine Grundlage zu geben, daß es nicht sowohl die Somazellen sind, welche primär verändert werden, sondern nur das Keimplasma (die „Determinanten"). Die Annahme einer solchen, gewissermaßen elektiven Beeinflussung scheint mir übrigens so unwahrscheinlich und außerdem so wenig durch die Erfahrung gestützt, daß ich mich als Physiologe nicht entschließen könnte, sie ohne die zwingendsten Gründe anzuerkennen. Man darf hier nicht einwenden, daß es ja zahlreiche chemische Stoffe (Gifte) gibt, die ganz elektiv wirken (Curare, Atropin usw.), denn Temperaturreize sind eben solche, denen jede lebende Substanz ohne Ausnahme unterworfen ist. Wie viel natürlicher erscheint dagegen die Vorstellung, daß es sich hier um Wirkungen der Temperaturreize handelt, welche den Gesamtstoffwechsel (bezw. den „Farbenchemismus") betreffen. Es ist eine Frage für sich, inwieweit derartige Veränderungen dann auch die Fortpflanzungszellen (das Keimplasma) in Mitleidenschaft ziehen und damit „Vererbbarkeit" bedingen.

Weismann macht gegen eine solche Auffassung u. a. geltend, daß die gleiche Farbe bei verschiedenen Schmetterlingsarten erfahrungsgemäß durch Temperaturreize in gegensätzlichem Sinne verändert werden kann. Wenn, so meint er, erhöhte Wärme ganz allgemein eine bestimmte Farbe stets in demselben Sinne (somatisch) veränderte, dann müßte sich dies auch bei allen so gefärbten Schmetterlingen unter gleichen Verhältnissen in derselben Weise äußern. „Dem ist aber nicht so, denn während *Polyommatus phlaeas* im Süden schwarz wird, wird die ebenfalls rote *Vanessa urticae* im hohen Norden schwärzer." Man darf aber nicht vergessen, daß einer äußerlich ähnlichen oder sogar gleichen Farbe keineswegs auch immer der gleiche chemische Farbstoff zugrunde liegt, und davon hängt doch eben alles ab. Im gegebenen Falle bestehen solche Differenzen sicher. Es wäre daher sehr wohl denkbar, daß die Bildung des einen roten Farbstoffes durch Wärme, die des anderen durch Kälte begünstigt wird, oder daß im einen Falle der der Bildung dunkler Schuppen zugrunde liegende Farbenchemismus ein ganz anderer ist, als im anderen. Es geht durchaus nicht an, alle dunklen (schwarzen) Pigmente der Insekten von vornherein etwa der Gruppe der Melanine zuzurechnen und ihre Entstehung auf Oxydasenwirkungen zurückzuführen. Es muß immer wieder betont werden, daß unsere derzeitigen Kenntnisse der Insektenfarbstoffe noch so außerordentlich mangelhaft sind, daß wir nicht in der Lage sind, aus dem Auftreten äußerlich gleicher oder ähnlicher Färbungen auch auf gleiche Ursachen zurückzuschließen. Ganz anders liegen die Dinge natürlich, wenn wir es mit Arten zu tun haben, die in naher systematischer Verwandtschaft

zueinander stehen. So bemerkt ja auch WEISMANN selbst, „daß Arten von ähnlicher physischer Konstitution, d. h. also nahe verwandte Arten unter dem gleichen klimatischen Einfluß in analoger Weise abändern (Pieriden)“ (wobei übrigens *Vanessa levana-prorsa* .wieder eine Ausnahme bildet).

So wenig es möglich erscheint, auf Grund der bisher vorliegenden Erfahrungen eine wirklich befriedigende Theorie zu entwickeln, so kann ich doch nur dem Wunsche Ausdruck geben, es möge durch weitere Experimentaluntersuchungen für eine solche die erforderliche Basis geliefert werden. Ich verkenne die außerordentlichen Schwierigkeiten, welche hier vorliegen, keineswegs, unterschätze auch durchaus nicht die vererbbaren und vererbten Tendenzen bei der Farbengebung der Insekten, bin vielmehr der Meinung, daß hier strenge Gesetzmäßigkeiten obwalten, aber ich kann nicht glauben, daß einer so offensichtlichen Beeinflussung des „Somas“ und der Gesamtheit seiner physiologischen Funktionen gegenüber, es nur ein System vorbestimmter, von jenem unabhängiger „Determinanten“ sein soll, welches unter dem Einflusse des „Reizes“ diese oder jene Farbenzeichnung bedingt. Ich stehe durchaus auf dem Standpunkte SEMONS (l. c.), wonach das „Soma“ „die unentbehrlichen Apparate zur Rezeption und Transformation der Reize in die spezifischen Erregungen für den Gesamtorganismus mit Einschluß der Keimzellen liefert und damit für das Zustandekommen der Erregungswirkungen, sowohl bei den Eltern wie bei den Kindern. Voraussetzung ist dabei nur die hinreichende Empfindlichkeit der reizbaren Substanz der Keimzellen, auf die so übermittelten Erregungen auch anzusprechen.“ Das „Soma“ muß unbedingt mit den Keimzellen zusammen als ein organisches Ganzes aufgefaßt werden. Nur unter dieser Voraussetzung dürfen wir hoffen, die „direkten Bewirkungen“ und ihre jetzt wohl unzweifelhaft nachgewiesene Vererbbarkeit physiologisch zu verstehen.

β) Die Vererbbarkeit der durch Temperatureinflüsse bewirkten Veränderungen.

Gerade dieser letztere Punkt, die „Vererbung erworbener Eigenschaften“, muß bei dieser Gelegenheit noch näher ins Auge gefaßt werden.

STANDFUSS (359) war der erste, der auf den Gedanken kam, experimentell durch Temperatureinflüsse veränderte Schmetterlingsformen planmäßig weiterzuzüchten, um festzustellen, ob die Färbungsaberration bei den Nachkommen wieder auftritt, wenn man ihre Puppen bei normaler Temperatur sich entwickeln läßt. Er erhielt im Jahre 1897 ein positives Ergebnis bei der Nachkommenschaft eines auf diese Weise extrem veränderten Paares von *Vanessa urticae*. Von 43 Faltern wichen einer stark und drei in geringem Grade im Sinne der Eltern von der Normalform ab. STANDFUSS hebt hervor, „daß dergleichen Individuen, wie die hier aus der Brut anomaler Eltern erhaltenen, selbst unter ungezählten Tausenden von Tieren aus normaler Abstammung, die unter ganz normalen Verhältnissen heranwuchsen, niemals auftreten“.

Aehnliche Experimente mit noch bestimmteren, Zufälligkeiten ganz ausschließendem Erfolg wurden dann in den nächsten Jahren von

verschiedenen anderen Forschern angestellt. So stellte Fischer (l. c.) mit dem Bärenspinner (*Arctia caja*) Versuche an, deren Beweiskraft auch Weismann nicht leugnet, soweit es sich um die Vererbarkeit der durch Kälte bewirkten Aberrationsmerkmale handelt. Es wurden 54 Puppen dauernd bei normaler Temperatur belassen, die ausgeschlüpften (49) Schmetterlinge waren völlig normal. Eine zweite Gruppe von Puppen (48) wurde einer intermittierenden Abkühlung auf — 8 ° C ausgesetzt. Fast alle ausschlüpfenden Falter „waren in verschiedenen Abstufungen, die einen mehr in dieser, die anderen mehr in jener Flügelpartie aberrativ verändert. Es bestand diese aberrative Bildung in einer Verbreiterung der dunklen, also auf den Vorderflügeln der braunen, auf den Hinterflügeln der schwarzen Flecken." Es wurde nun ein sehr stark verändertes Männchen mit einem weniger stark veränderten Weibchen gepaart. Es wurden 173 Puppen gewonnen, die bei gewöhnlicher Zimmertemperatur gehalten wurden. Beim Ausschlüpfen erschienen anfangs ganz normale Falter, unter den zuletzt ausschlüpfenden aber traten 17 Exemplare auf, die ganz im Sinne der Eltern verändert waren (Fig. 17). In einigen Fällen war die Stärke

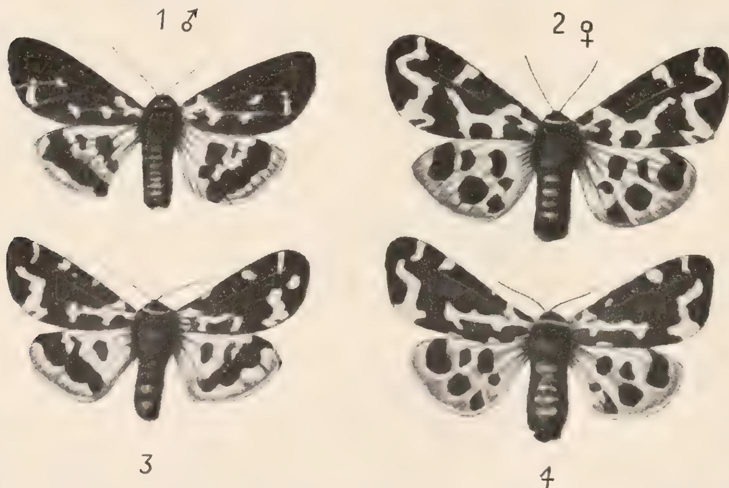


Fig. 17. *Arctia caja*. 1 und 2 ein Paar von Schmetterlingen aus Puppen, die auf —8 ° C abgekühlt waren. 3 und 4 Nachkommen von 1 und 2 bei normaler Temperatur gezogen. (Nach Fischer 1901.)

der Aberration bei den Nachkommen fast ebenso groß, wie bei den Eltern. Das späte Ausschlüpfen dieser Falter erklärt sich, wie Semon (l. c.) bemerkt, daraus, daß nicht nur die Zeichnung, sondern auch das Entwicklungstempo erblich verändert war. Wie man angesichts dieser Tatsachen von einem „Schein einer Vererbung erworbener Charaktere" (Weismann) oder von „einer versteckt geübten Zuchtwahl" (H. E. Ziegler) sprechen kann, ist mir unverständlich. Aehnliche Resultate, wie Standfuss und Fischer erhielt auch Schröder (l. c.) bei Versuchen mit *Abraxas grossulariata*. Durch Temperaturreize melanistisch gemachte Exemplare dieses Schmetterlings vererbten den neuen Charakter in abgeschwächtem Maße auf einen Teil ihrer Nachkommenschaft.

Zu sehr interessanten Resultaten gelangte TOWER (l. c.) bei seinen schon früher erwähnten Versuchen an *Leptinotarsa decemlineata*. Er fand, daß die durch Temperaturreize während der Entwicklungsperiode abgeänderten Käfer, wenn sie dann unter normalen Bedingungen gehalten wurden, in ihrer Nachkommenschaft nichts von den an den Eltern vorhandenen Farbenänderungen erkennen ließen, wenn auch diese unter normalen Verhältnissen aufwuchs. Blieben aber die veränderten Käfer auch während der Wachstums- und Reifeperiode ihrer Keimzellen den abnormen Temperatureinflüssen ausgesetzt, so traten bei der Nachkommenschaft dieselben oder doch sehr ähnliche Abweichungen der Färbung sowie der Größenverhältnisse auf, wie sie unter diesen Umständen am Körper der Eltern zutage getreten waren. Das Vorhandensein einer sensiblen Periode der Keimzellen erschließt TOWER aus dem folgenden Verhalten: Werden normale Käfer nur während der ersten Hälfte ihrer Fortpflanzungsperiode den Temperaturreizen ausgesetzt, so zeigen sich nur die Nachkommen, die aus in dieser Zeit gereiften Eiern stammen, aberrativ verändert, nicht aber die aus den später gereiften Eiern stammenden.

Es entwickeln die Käfer nicht wie die Schmetterlinge alle Eier zur gleichen Zeit, sondern schubweise.

Reizt man umgekehrt nur in der zweiten Hälfte der Fortpflanzungszeit, so zeigen sich die Nachkommen aus der ersten Legeperiode unverändert, die aus der späteren verändert. (Bezüglich weiterer Folgerungen aus diesem Befunde muß ich auf die vortrefflichen Ausführungen SEMONS l. c. p. 111 ff. verweisen.)

Nur auf den einen Punkt möchte ich noch die Aufmerksamkeit lenken, daß hier anscheinend ein Fall vorliegt, wo der experimentelle Faktor allein auf die Geschlechtszellen (das Keimplasma), nicht aber auch auf das elterliche „Soma" wirkt und daß somit eine Beeinflussung jener durch dieses ausgeschlossen ist. Denn da die sensible Periode der Keimzellen bei *Leptinotarsa* in die Zeit nach der Verpuppung fällt, wie es TOWERS Versuche beweisen, also in eine Zeit, wo eine Aenderung in Farbe und Zeichnung des Cuticularkleides der Eltern nicht mehr möglich ist, so scheint eine solche Schlußfolgerung, der auch LANG zustimmte, sehr naheliegend. Demgegenüber hat R. SEMON mit Recht darauf hingewiesen, „daß unter der starren, unveränderlichen Hülle der Imagocuticula die reizbare Substanz des Soma nach wie vor von Reizen beeinflußt werden kann und trotz der Maskierung durch jene starre unveränderliche Hülle, trotz des dadurch bedingten Ausfalles einer äußeren Manifestation, sogar notwendigerweise beeinflußt werden muß". Keineswegs gibt, wie LANG sagt, „dieser Umstand willkommene Gelegenheit, das Experiment einwandfrei so einzurichten, daß derselbe experimentelle Faktor das eine Mal nur auf das Soma, das andere Mal nur auf die Geschlechtszellen wirkt".

γ) Die „Stoffwechseltheorie" der Gräfin LINDEN und BACHMETJEWS „Plasmatheorie".

Gräfin LINDEN glaubt sich berechtigt, „alle Veränderungen, die an Schmetterlingen dadurch hervorgebracht werden, daß die Puppe ihre Entwicklung in mäßig hoch temperierter Umgebung durch-

macht, als Folgen einer erhöhten Stoffwechseltätigkeit" zu deuten. „Dazu addiert sich (bei Vanessen) die Wirkung, die die Wärme auf den roten *Vanessa*-Farbstoff auch unmittelbar ausübt und die in einer intensiveren und dunkleren Färbung der rotgelben Schuppen besteht." Man wird, glaube ich, diesem letzteren Umstande kaum eine erhebliche Bedeutung für das Zustandekommen der Wärmeaberrationen zuschreiben können, um so bedeutungsvoller dürften dagegen die indirekten (durch den Stoffwechsel) vermittelten Wirkungen sein. Als Maß des Stoffwechsels wird gewöhnlich die Atmungsintensität angenommen, d. h. die Quantität des verbrauchten Sauerstoffes resp. der ausgeschiedenen Kohlensäure. Haben wir nun wirklich das Recht, die unzweifelhafte Steigerung des Stoffwechsels in diesem Sinne bei mäßig erhöhter Temperatur mit den dann eventuell zu beobachtenden Farbenänderungen ursächlich zu verknüpfen? Gräfin Linden glaubte einen Beweis dafür in Versuchen erblicken zu dürfen, welche sie mit *Vanessa urticae*-Puppen in reinem Sauerstoff ohne Erhöhung der Temperatur anstellte (l. c.). Die Farbe der ausgeschlüpften Schmetterlinge war viel weniger satt und glänzend. Statt rotgelb erschien die Grundfarbe der Flügel mehr hell-bräunlichgelb. Die Schmetterlinge sahen aus, „als wenn sie am Lichte verschossen wären, alle Töne, auch die der schwarzen Flecke am Flügelvorderrand waren verblichen, und die Flügelunterseite zeigte sich besonders aufgehellt. Bei einigen Exemplaren waren die dunklen Seitenrandzellflecke verschwunden oder sehr stark reduziert, wie es bei der Wärmevarietät des Falters (var. *ichnusa*) gewöhnlich ist". Auch Solowiew (347) erhielt bei gewöhnlicher Temperatur die var. *ichnusa* (*urticae*), wenn die Puppen von Anfang an in einer Sauerstoffatmosphäre gehalten wurden. Da diese Aberration nun auch bei Temperaturen zwischen 30 und 39° C erhalten wurde (Weismann, Frings, v. Linden), so liegt es nahe, daran zu denken, daß die gesteigerte innere Atmung die Ursache der Abweichung bildet. Indessen erscheint eine solche Folgerung keineswegs einwandfrei. Denn einmal wissen wir auf Grund von Erfahrungen an Wirbeltieren, daß der O-Verbrauch nicht sowohl vom Angebot, als vielmehr vom Bedarf der Gewebe abhängig ist, daß also die Oxydationsprozesse innerhalb weiter Grenzen von der O-Zufuhr unabhängig sind, andererseits liegen aber auch Angaben vor, daß die *ichnusa*-Varietät auch bei niederen Temperaturen (8° C) unter Umständen erzeugt wird (Frings, Gaukler).

Um so wichtiger erscheinen daher die Versuche, die sich auf den Ausschluß von Sauerstoff beziehen. Wie Gräfin Linden gefunden hat, ertragen Puppen (von *Vanessa urticae*), die am Anfang ihrer Entwicklung waren, einen längeren Aufenthalt in Kohlensäure (24—48 Stunden) ganz gut. Sie reagierten nach dem Herausnehmen früher oder später wieder auf äußere Reize und entwickelten sich zu allerdings aberrant gezeichneten Faltern. Es ist sehr bemerkenswert, daß auch die Farbe des Blutes und der in den Körper- und Darmepithelien abgelagerten Pigmente unter diesen Umständen in charakteristischer Weise verändert wurde. „Blut und Fettgewebe verloren ihre normalerweise grüngelbe Farbe und nahmen einen hochgelben Ton an, während die in den Epithelien der Körperbedeckung enthaltenen grüngelben und graubraunen Granulationen karminrot wurden, gerade so wie bei Puppen, die auf dem Thermostaten in er-

höhter Temperatur gestanden hatten.“ Betraf die erwähnte Vorbehandlung Puppen, die schon bei Beginn des Versuches 3—4 Tage alt waren, so entstanden fast nur normal gefärbte und gezeichnete Falter, während die aus den jüngsten Puppen ausschlüpfenden Exemplare in der Mehrzahl abgeändert waren, und zwar brachten sie dieselben Eigentümlichkeiten in der Flügelzeichnung zum Ausdruck, wie die durch Einwirkung von Hitze- oder Frosttemperaturen erhaltenen Formen (Aberratio *ichnusoides* vgl. die Figg. bei v. LINDEN; 225, 226, Taf. 15, Fig. 6, 8, 10). Ganz entsprechende Veränderungen beobachtete Gräfin LINDEN auch an Schmetterlingen, welche Puppen entstammten, die längere Zeit in einer Stickstoffatmosphäre verweilt hatten. Allerdings starben von 23 *urticae*-Puppen alle bis auf eine, die den aberrativen Falter lieferte. Auch die Puppen von *Vanessa Io* erwiesen sich unter diesen Umständen recht wenig widerstandsfähig. Von 64 Puppen, die 24—39 Stunden in Stickstoff gehalten wurden, schlüpften nur 16 Falter aus. Von diesen waren zwei extrem aberrativ gefärbt und gezeichnet (vgl. v. LINDEN, l. c. Fig. 9). Auch hier entsprach die Aberration durchaus derjenigen, die durch Frost- oder Hitzewirkung erzeugt wird (Aberratio *belisaria*).

Gräfin LINDEN hält auf Grund der vorerwähnten Versuche für den Hauptfaktor der Aberrationsbildung „die zeitweilige Hemmung der Oxydationsvorgänge im Puppenorganismus“; es ist dabei, wie sie meint, gleichgültig, ob dieser Zustand durch Sauerstoffentziehung oder Temperaturreize (Kälte oder event. sehr hohe Temperaturen) herbeigeführt wird oder endlich, wie Versuche von FISCHER (1903) gezeigt haben, durch Aethernarkose. „Jeder Einfluß, der bei der jungen Puppe die Verbrennungsprozesse herabsetzt oder die Atmungstätigkeit hemmt, hat aberrative Bildungen zur Folge, die sich durch eine Ueberhandnahme schwarz pigmentierter Schuppen und durch die Reduktion des roten Farbstoffes auszeichnen“ (v. LINDEN).

Ich glaube nicht, daß man auch nur in Hinblick auf die Gruppe der Vanessen die experimentell gewonnenen Tatsachen auf eine so einfache Formel zu bringen imstande ist, sondern bin der Meinung, daß die Verhältnisse hier sehr viel komplizierter liegen. Zunächst erscheint es schon bemerkenswert, daß nicht nur bei Schmetterlingen, sondern auch bei anderen Insekten die Bildung dunkler (schwarzer) Pigmente (Melanose), die doch in den meisten Fällen oxydativen Vorgängen ihre Entstehung verdanken, nicht sowohl durch Wärme als vielmehr gerade durch eine niedere Temperatur befördert wird; ferner erscheint es, wie auch BACHMETJEW (l. c.) hervorhebt, durchaus fraglich, ob wir das Recht haben, die gleichsinnige Wirkung von sehr hohen und sehr niederen Temperaturen (Hitze und Frost) lediglich darauf zurückzuführen, daß dadurch die Puppen gelähmt resp. in ihrem (oxydativen) Stoffwechsel gestört werden. Wie der genannte, um die Erforschung der Temperaturverhältnisse der Insekten so hochverdiente Forscher angibt, findet der Stoffwechsel (innere Atmung) der Insekten auch noch bei sehr hohen Temperaturen statt. Er stellte in dieser Richtung Versuche mit Faltern von *Deilephila Elpenor* an. Der Schmetterling an eine thermoelektrische Nadel gespießt, wurde in einen Thermostaten mit sehr feuchter Luft gebracht; es ergaben sich bis zu extremen Temperaturen (49,2° C) immer noch bedeutende

Differenzen der Eigenwärme des Tieres (54,3° C). Da das Flattern, welches übrigens schon bei etwa 40° C aufhört, die Temperatur des Körpers nur unbedeutend zu steigern vermag, wie besonders darauf gerichtete Versuche ergaben, so müssen seiner Ansicht nach jene Differenzen zwischen Luft- und Innentemperatur als Folge des starken Atmens betrachten werden. Er glaubt daher, daß der Stoffwechsel mit dem Steigen der Temperatur ununterbrochen zunimmt, auch wenn die Flügelmuskeln schon gelähmt sind, und man wird Aehnliches wohl auch schon bei der Puppe voraussetzen dürfen. Wenn also Frost und Hitze, wie die Erfahrung lehrt, gleichartige Farbenänderungen hervorbringen, so läßt sich dies nach dem genannten Autor kaum allein aus einer Lähmung des oxydativen Stoffwechsels erklären, sondern man wird zu der Annahme geführt, daß noch andere Momente hier von Einfluß sind. Um zu erfahren, ob die Atmung für die Entwicklung der Puppen von großer Bedeutung ist, verklebte FEDERLEY (l. c.) bei einer ziemlich großen Anzahl derselben von *Lymantria dispar* und *Malacosoma neustria* teils nur die Stigmen der einen Seite, teils sämtliche. „Alle Falter entwickelten sich binnen der gewöhnlichen Zeit und waren in Färbung und Zeichnung vollständig normal und symmetrisch. Wenn die Verstopfung der Stigmen auch keine absolut dichte war, beweist das Experiment doch, daß das O-Quantum bei der Entwicklung eine ganz untergeordnete Rolle spielt und die während des Raupenlebens gesammelten Reservestoffe zunächst ins Gewicht fallen.“ Außerdem wird auch in der Natur beobachtet, daß der Gasaustausch in der Puppe ein geringer ist, wie FEDERLEY richtig bemerkt. „Viele Raupen kriechen vor der Verpuppung tief in die Erde hinein und spinnen dazu noch einen dichten Kokon, der nur eine sehr beschränkte Zufuhr von Luft gestattet.“

In Hinblick auf die vorhin erwähnten Versuche BACHMETJEWS an *Deilephila* bei extrem erhöhter Temperatur läßt sich doch wohl die Frage aufwerfen, ob die beobachtete Erhöhung der Eigenwärme über die Umgebungstemperatur (49 und 54° C) nicht sowohl als Folge einer Steigerung des Stoffwechsels, als vielmehr durch die eintretende Muskelstarre bewirkt war. Er gibt ausdrücklich an, daß die Schmetterlinge schon bei etwa 41° C in permanente Starre bezüglich der Flügelmuskeln gerieten.

Immerhin halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß sowohl für die Wärme- und Kältevariationen (0°—40°), sondern auch für die Frost- und Hitzeformen die Steigerung resp. Herabsetzung der inneren Atmung eine gewisse Bedeutung hat, ohne behaupten zu wollen, daß hierin die einzige Ursache zu erblicken ist.

Indem BACHMETJEW auf Grund seiner Studien über die Innentemperatur der Insekten zu dem Schlusse gelangt, daß die Ursache des Entstehens von aberrativen Formen nicht in einer Stoffwechseländerung (innere Atmung) zu suchen ist, gelangt er zu einer Auffassung, die mir allerdings erst recht unannehmbar erscheint. „Die Bewegung des Protoplasmas in Zellen“ liefert, wie er meint, den Schlüssel zur Erklärung aller hier vorliegenden Rätsel. „Ein Faktor, welcher auf die Bewegung des Protoplasmas seinen Einfluß auszuüben imstande ist, wird auch aberrative Formen erzeugen können.“ Es wird nicht recht klar, was hier als „Bewegung des Protoplasmas“ verstanden ist

und welche Zellen in Frage kommen sollen. Des näheren erläutert Bachmetjew seine Auffassung mit folgenden Worten: „Beim Steigen der Temperatur bewegt sich das Protoplasma rascher, und es entstehen zuerst Wärmevariationen (35°—40° C), wobei die höheren Stufen der Temperaturen in gewissen Zellen bereits eine vorübergehende Wärmestarre des Protoplasmas bedingen. Beim weiteren Steigen der Temperatur erhalten alle Zellen des Organismus die vorübergehende Wärmestarre und es entstehen dabei Hitzeaberrationen. Höchst wahrscheinlich tritt dabei die Flüssigkeit (? B.) aus den Zellen heraus, da dieselben infolge der Ausdehnung des Protoplasmas (?) sie nicht mehr werden beibehalten können. Die Farbstoffe werden in diesem Temperaturrayon von der Temperatur direkt beeinflußt. Es steht, wie er an anderer Stelle sagt, unzweifelhaft fest, „daß die im Blute der Puppe entstehenden Pigmente durch starke Oxydation verbleicht werden". Diese Formen sind pathologische Erscheinungen, die bei weiterem Erwärmen die permanente Wärmestarre erhalten und schließlich infolge der Gerinnung der Eiweißstoffe sterben. Beim Abkühlen bewegt sich das Protoplasma langsamer, wobei zuerst die Kälteformen entstehen. An der unteren Grenze für das Entstehen dieser Formen erleiden alle Zellen des Organismus die vorübergehende Kältestarre, wobei bei weiterem Abkühlen die Säfte aus den Zellen heraustreten werden. Besonders erleiden einen großen Verlust an Wassergehalt die Zellen in dem kritischen Punkte, wo die Temperatur einen Sprung erleidet (vgl. oben) und wo die Säfte zu gefrieren beginnen. Hier und auch etwas früher entstehen die Frostformen, welche demgemäß auch als pathologische Erscheinungen zu betrachten sind."

Wenn bei dieser ganzen Auseinandersetzung unter „Bewegung des Protoplasmas" Plasmaströmungen gemeint sind, wie man sie namentlich in Pflanzenzellen oft findet, so weiß ich nicht, auf welche Tatsachen sich Bachmetjew hier berufen könnte. Es ist mir keine einzige Beobachtung derartiger Vorgänge an Zellen der Insekten und speziell des Puppenorganismus bekannt geworden, die zu einer solchen Annahme berechtigen würde. Plasmaströmung aber von vornherein für ein an jeder lebenden Zelle vorhandenes Phänomen zu erklären, geht doch wohl nicht an. Wären aber solche Massenbewegungen des Protoplasmas etwa in gewissen Entwicklungsstadien der Schuppenbildungszellen auch wirklich vorhanden, so ist doch in keiner Weise einzusehen, wie der Farbenchemismus von ihnen abhängig sein sollte. Dies gibt freilich Bachmetjew selbst zu, indem er sagt: „Wie die Pigmente infolge der Bewegungsänderung des Protoplasmas erzeugt werden, kann man bei dem gegenwärtigen Stande der Wissenschaft noch nicht sagen." Ich bin geneigt die Bachmetjewsche Theorie als jeder tatsächlichen Grundlage entbehrend durchaus abzulehnen.

2. Der Einfluß mechanischer Einwirkungen.

Wenn wir annehmen dürfen, daß die chromogenen Substanzen den Schuppenbildungszellen durch den Blutstrom zugeführt werden, so dürfen gewiß Veränderungen der Zirkulation, wie sie zweifellos auch unter extremen Bedingungen eintreten, nicht außer Betracht gelassen werden. Es liegen in dieser Richtung schon eine ganze Reihe sehr auffallender Beobachtungen vor. Schröder (329) erhielt Ende April ein etwas „verkrüppeltes" Exemplar von *Pap.*

Machaon, bei welchem der linke Oberflügel wurzelwärts vom Innenrande zum Vorderrande eingeknickt war, was durch den allzu starken Druck des Aufhängefadens der Puppe zu erklären ist. Dabei war die ganze Flügelfläche saumwärts von der Mißbildung auffallend blasser gefärbt als der rechte Flügel. Diese blasse Färbung „erweckt den Anschein, als ob die weitere Ausfärbung des Flügels an jenem scharfen Eindruck, der sich naturgemäß auch in dem Zusammenpressen der Adern, Tracheen und Flügelmembranen verfolgen lassen wird, gescheitert ist, als ob die weitere Stoffzufuhr jenen Widerstand nicht hat überwinden können". E. Fischer erhielt aus einer 2 Wochen bei 0° gehaltenen Puppe von *Vanessa Antiopa* einen Falter, dessen Zeichnung der Hinterflügel der Kälteform (var. *Artemis*) entsprach, während sich auf den Vorderflügeln keine Zeichen der Kältewirkung zeigten, „denn alle übrigen blauen Flecke sind nicht größer geworden, sondern im Gegenteil ganz verschwunden. Die schwarze Binde, auf der die blauen Flecke normal stehen, hat sich aufgelöst und ist von schwefelgelben Schuppen stark durchsetzt; es sieht gerade so aus, als ob die schwarzen, braunen und gelben Schuppen zum Teil ihren Platz gewechselt hätten. Es fällt besonders auf, daß das schwarze Pigment sich hauptsächlich um die Adern herum, zumal um den gelben Saum angelegt hat." Fischer erklärt diese Aenderung an den Vorderflügeln durch den starken Druck der an jener Stelle zu sehr eingesenkten Flügelscheiden bei der Puppe. „Ein solcher Druck kann nur bedingt sein durch abnorme Verwachsungen oder, wie dies nicht selten vorkommt, durch mäßige Impression oder Verschiebung." Er beobachtete wiederholt eine abnorm starke Einsenkung der Flügelscheiden bei Puppen von *Vanessa Io*. C. Frings (95) schnürte einige ganz frische Puppen mittels eines feinen Seidenfadens einige Millimeter hinter der Wurzel der Vorderflügelscheiden. Der Faden wurde kurz vor dem Ausschlüpfen entfernt und ein Teil der Falter waren Krüppel; die anderen waren gut entwickelt, wobei der Oberflügel an der Stelle, wo der Faden aufgesessen hatte, eine Knickung oder einen unbeschuppten Streifen zeigte, „von hier ab war das Schwarz der Grundfarbe matter, das feurige Rot der Binde zu einem blassen Rosa, bei einem Stück sogar bis zu weißlichem Rosa abgetönt und das Blau zu Graublau erblaßt". Die Hinterflügel blieben von dieser Verfärbung unberührt und waren ganz normal. Am eingehendsten hat sich Urech mit solchen Versuchen beschäftigt (379, 386). Er gibt an, daß Falter, welche aus Puppen von *Vanessa urticae* stammten, die in noch weichem Zustande quer über die Flügelchen mit einem Faden geschnürt worden waren, Farbenänderungen der Flügel zeigten, welche sich von der Schnürungslinie an nach auswärts, d. h. nach dem Flügelrand hin, nicht aber an der Flügelwurzel zeigten. Die typische Farbenzeichnung ist aber nicht etwa eine ganz andere geworden, die Species läßt sich noch auf den ersten Blick erkennen. Es sind auch nicht alle Pigmente gleich starken Veränderungen unterworfen, so z. B. haben sich die schwarzen Flecken am Costalrande und im Mittelfelde meist unverändert erhalten, während das gelbe und gelbrote Pigment isabellfarbig bis umbrabraun geworden ist und die strukturfarbigen Flecken teilweise verschwunden sind. Das neue Pigment verhält sich auch chemisch anders, es ist unlöslich in Wasser und weniger leicht löslich in HCl als der platzentsprechende Farbstoff der Schmetterlinge der ungeschnürten Puppe.

Die Tatsache, daß innerhalb der Schnürungsgrenze, d. h. nach der Flügelwurzel hin, das Pigment unverändert bleibt, hingegen die außerhalb liegenden vom Drucke nicht unmittelbar betroffenen Schuppen verfärbt sind, ist besonders bemerkenswert, da sie Andeutungen gibt über die Beziehungen der Schuppen zu den Farbstoffen betreffs der Entstehungsorte derselben; sie müssen also nach der Richtung der Flügelwurzel hin liegen, von woher der Blutstrom kommt. Alles weist darauf hin, „daß der Druck eine Fortsetzung von physiologischen Vorgängen, die sich von der Flügelwurzel her fortsetzen, hemmt. Da bei mäßigem Schnürdruck das Flügelwachstum und die Beschuppung nicht gehemmt wird, denn die Flügel entfalten sich vollständig der Form und Größe nach, die Schuppen werden nicht deformiert und sind normal gelagert, nur der Farbstoff ist ein anderer geworden, so muß das diesen letzteren liefernde Mittel durch den Schnürungsdruck, sei es direkt oder indirekt, in seiner Verrichtung gestört worden sein."

Nach STANDFUSS führen wirkliche Verletzungen der Puppe oder Eindrücke in dieselbe oder auch Eintrocknung „sichtlich in manchen Fällen zu partiellem Albinismus an den betreffenden Flügelstellen des ausschlüpfenden Falters". Auch mangelhafte Ernährung kann (z. B. bei Bombyciden) eine solche, unzweifelhaft als Verkümmerungserscheinung aufzufassende Veränderung hervorrufen. Grundsätzlich davon verschieden ist der totale Albinismus, bei welchem die normale Zeichnung der Flügel stets noch kenntlich bleibt, dessen Entwicklung nach STANDFUSS nicht sowohl in äußeren Umständen als vielmehr in einer ganz speziellen Richtung und Beanlagung des betreffenden Individuums zu suchen ist, so zwar, „daß eine individuelle (ihrer Ursache nach unbekannte, B.) innere Hemmung vorliegt, welche eine allseitig normale Entfaltung hindert". In 2 Fällen, welche STANDFUSS beobachtete (*Aretia caja* und *Lasiocampa pini*), prägte sich der Albinismus des Falters schon in der Raupe aus. Es kommen auch Fälle vor, wo der Albinismus bloß eine Farbe betrifft, während alle übrigen normal bleiben. So findet sich *Polyommatus virgaureae* mit zu Weiß verblichenem Goldrot, während alles übrige unverändert ist oder auch umgekehrt. Bezüglich der Entstehungsweise der ersteren Form spricht STANDFUSS die Vermutung aus, „daß der fehlende Farbstoff aus einem uns bisher unbekannten, doch wohl aber individuell inneren Grunde in den betreffenden Individuen nicht zur Entwicklung gelangte". Vererbbar ist der künstlich erzeugte partielle Albinismus, der totale aber „nur in wenig charakteristischer Weise, wenn eines der beiden Zuchttiere normaler Art war". Von einem Paar typischer Albinos gelang es STANDFUSS nicht, Nachkommen zu züchten. Ebenfalls auf eine „individuelle innere Beanlagung" will STANDFUSS auch eine andere bei Schmetterlingen nicht seltene Farbenänderung beziehen, die sich in einer bisweilen bis zum reinen Schwarz gehenden Verdüsterung der Färbung äußert (Melanismus). Er bezeichnet sie als „ein Hinausschießen über das normale Ziel, eine Ueberproduktion, ein Uebermaß an Kraft und Lebensenergie" (? B.) (vgl. dazu KOLBE, l. c. p. 76—82).

WEISMANN (408) teilt einen interessanten Fall mit, welcher zeigt, wie außerordentlich empfindlich sich Puppen unter Umständen gegen mechanische Einwirkungen erweisen. *Pieris napi* ist, wie schon erwähnt, ausgeprägt saisondimorph, indem die aus überwinterten Puppen ausschlüpfenden Falter sich durch die sehr starke schwarze Bestäubung

der Flügelwurzeln auf der Oberseite auszeichnen, während die Flügelspitzen zugleich mehr grau, jedenfalls viel weniger breit und tiefschwarz sind als bei der Sommerform; auf der Unterseite liegt die Verschiedenheit, besonders in der oft sehr breiten und dunklen, grünlichschwarzen Bestäubung der Adern der Hinterflügel bei der Winterform, während diese grünschwarzen Streifen bei der Sommerform nur angedeutet sind.

Puppen der ersten Sommerbrut, welche während der Verpuppungszeit 7 Stunden auf der Eisenbahn transportiert worden waren, lieferten nun während des Sommers überhaupt keine Schmetterlinge (Sommerform), wie es die Regel gewesen wäre, sondern erst im nächsten Frühjahr, und zwar durchwegs exquisite Winterformen, obschon die Puppen stets im geheizten Zimmer gehalten wurden. Weismann ist geneigt, dieses auffallende Verhalten auf das 7-stündige Rütteln, dem die Puppen während der Eisenbahnfahrt ausgesetzt waren (und zwar unmittelbar nach oder noch während der Verpuppung), zu beziehen.

Hier schließen sich auch Versuche an, welche namentlich Fischer (82) über den Einfluß der Schwerkraft auf die Färbung von Schmetterlingen gemacht hat. Er brachte Puppen verschiedener *Vanessa*-Arten in eine mit Baumwolle gefüllte Schachtel, so daß sie mit dem Kopfende alle dem Drehpunkt zugekehrt waren. Nun wurde in etwas primitiver Weise die Schachtel an einem Faden befestigt und durch Umdrehen mit der Hand täglich 5 Minuten lang zentrifugiert, worauf die Schachtel immer so in Ruhe gestellt wurde, daß die Puppen mit dem Hinterende, in dem die Körperflüssigkeit sich durch das Zentrifugieren besonders angesammelt hatte, nach unten gerichtet war, wodurch der Effekt des Zentrifugierens noch unterstützt werden sollte. In einer zweiten Versuchsreihe, wobei das Kopfende der Puppen vom Drehpunkte abgewendet war, wirkte in der Zwischenzeit die Schwerkraft in ganz normaler Weise ein, da die Puppen auch in natürlicher Lage mit dem Kopfe nach unten gerichtet aufgehängt sind. Die Farbenabweichung der ausgeschlüpften Falter war im allgemeinen keine sehr bedeutende. In einigen Stücken zeigte sich eine Annäherung an die durch Temperatur unter 0° C erhaltenen Frostformen. Rebel (316), der über Fischers Versuche in der „Insekten-Börse" berichtete, bezweifelt, wie mir scheint, mit Recht, daß ein täglich durch 5 Minuten manuell in Anwendung gebrachtes Zentrifugieren für jene Farbenabweichungen wirklich ausreichend gewesen sein sollte, und ist der Meinung, daß, „wenn die (unbedeutenden) Veränderungen der Falter, die Fischer erzielte, tatsächlich im Zusammenhang mit der Gravitation stehen, hieran allein die veränderte Ruhelage der Stürzpuppen schuld ist". Demgegenüber ist aber zu bemerken, daß Fischer auch in dem Falle Abweichungen erzielte, wenn die Ruhelage der Puppen der normalen entsprechend war.

Was nun zunächst die Deutung der Schnürversuche anlangt, so kann ja wohl kaum bezweifelt werden, daß eine Hemmung der Zirkulation in erster Linie an den auftretenden Abänderungen Schuld trägt. An der Schnürungslinie wird durch den Druck ein Widerstand erzeugt, welchen der Blutstrom zu überwinden hat. Die dadurch bedingte Entwicklungshemmung der geschnürten Flügel kann dann verschieden weit gehen, je nach der Größe des Druckes. Im extremen Falle können die Bahnen der zuströmenden Hämolymphe so stark

verengt sein, daß die spärliche Ernährung nicht einmal ausreicht, um Schuppen entstehen zu lassen. Ist der Druck etwas schwächer, so entwickeln sich zwar Schuppen, sie bleiben aber farblos oder erhalten doch eine blassere Färbung als unter normalen Verhältnissen. Was URECH sonst noch über verschiedene Molekulargröße verschiedener Schuppenpigmente bemerkt etc., gehört durchaus ins Gebiet der Phantasie und soll hier nicht weiter berücksichtigt werden.

Eine bemerkenswerte Tatsache ist die, daß die schwarzen Schuppenfarbstoffe bei Schnürungsversuchen fast gar keine Aenderung erfahren. Dürfte man annehmen, daß es sich um echte Melanine handelt, deren Entstehung von der O-Zufuhr abhängig ist, so wäre dies immerhin auffällig, da man ja doch wohl annehmen muß, daß durch den Schnürungsdruck auch die Tracheen komprimiert werden.

Auch bei dem Einfluß der Schwerkraft würde es nach FISCHERS Auffassung „auf eine Zirkulationsänderung, eventuell Zirkulationshemmung hinauskommen, wodurch eine Veränderung oder Hemmung der durch das Blut dem Flügel zugeführten pigmentbildenden Stoffe bewirkt würde“. Unter diesen Umständen erscheint der Gedanke naheliegend, daß auch die durch extreme Temperaturen hervorgerufenen Aberrationen auf damit zusammenhängende Störungen der Zirkulation zurückführbar sind. Es ist seit langem bekannt, das Kälte die Herztätigkeit der Insekten verlangsamt. Sinkt die Temperatur unter Null, dann pflegt die Körpertemperatur, wie BACHMETJEW (l. c.) festgestellt hat, langsam bis zu einem gewissen Punkte, dem „kritischen Punkte“, zu sinken, erhebt sich aber dann plötzlich bis nahe an 0^0 (normaler Erstarrungspunkt), um aufs neue zu fallen, und zwar jetzt noch tiefer als vorher. Der „kritische Punkt“, d. h. also diejenige Temperatur, bis zu welcher die Säfte im Insekt unterkühlt werden können, ohne zu erstarren, ist für verschiedene Schmetterlingsarten ganz verschieden tief gelegen und hängt auch vom Entwicklungsstadium, dem Geschlecht und dem Ernährungszustand ab. Solange der kritische Punkt nicht erreicht ist, stirbt das Insekt nicht. Gewöhnlich tritt der Tod erst dann ein, wenn das Insekt nach dem Erreichen des kritischen Punktes, wobei seine Temperatur bis zum normalen Erstarrungspunkt der Säfte steigt, wieder bis zur Temperatur des kritischen Punktes abgekühlt wird. Wenn wir nun sehen, daß schon die einmalige Unterkühlung einer Puppe Anlaß zur Entstehung von Frostformen gibt, so kann es kaum als unwahrscheinlich bezeichnet werden, daß Zirkulationsstörungen als Folge partiellen Gefrierens der Säfte dazu Anlaß geben. In welchen Teilen des Insektenkörpers solche Störungen zuerst eintreten, ist vorläufig nicht bekannt. Das Erstarren des Blutes braucht aber, wie BACHMETJEW (l. c.) bemerkt, gar nicht einmal die einzige Ursache der Zirkulationsstörung zu sein, eine solche kann auch schon vor dem Gefrieren stattfinden. Es kommt auch die mit zunehmender Abkühlung wachsende Dichte (Viskosität) der Hämolymphe in Betracht, um so mehr, als es sich um sehr enge kapillare Räume handelt. Wie dem nun auch sein mag, jedenfalls scheint es sicher, daß irgendwie vermittelte Störungen des Säftestromes entsprechende Veränderungen des Farbenchemismus herbeiführen können. Es ist nun klar, daß dies nicht nur durch eine Aenderung der Quantität und wohl auch der Qualitäten des den Schuppen-

bildungszellen zugeführten Rohmaterials geschehen kann, sondern daß zugleich auch die Wasserzufuhr beeinträchtigt wird, und es bedarf daher noch die Frage näherer Erörterung, inwieweit der Einfluß des Wasservorrates (der Feuchtigkeit) die Farbengebung der Insekten zu bestimmen vermag.

3. Der Einfluß der Feuchtigkeit und Trockenheit.

Auch darüber liegen eine ganze Reihe von Beobachtungen vor. Bachmetjew hat in seinem Buche alle bis dahin bekannten diesbezüglichen Angaben gesammelt, und ich erwähne davon nur einige besonders auffallende Beispiele. So berichtet Meyer-Dür, daß *Arge galathea* auf Wiesen und an heißen trockenen Berglehnen in grüngelben Stücken zu treffen ist, während diese Art auf Torfmooren und Sumpfgegenden weißliche Grundfarbe besitzt; weiter, daß die Bodenart hauptsächlich nur auf die Farben der Unterseite wirkt. Weißer trockener Kalkfels verwandelt das Braungelb in Weißgelb, während schwarzer Kalkschieferfels die hellgrauen Farben verdunkelt. Inwieweit hier Einflüsse des Lichtes maßgebend sind (vgl. später), läßt sich natürlich nicht ohne weiteres entscheiden. W. Prest (303) ernährte Raupen von *Amphidasis betularia* mit trockenen Pflanzen und erhielt im Verlauf weniger Generationen vollständig schwarze Falter. Bei *Abraxas grossulariata* wurde das Braun durch Weiß und bei *Arctia caja* das Braun durch Weiß und Rot ersetzt. Lionel de Nicéville (274) berichtet, daß die indischen Falter *Cyllo* (*Melanitis*) *leda* und *Cyllo ismene* eine und dieselbe Art sind. Der erste Schmetterling kommt während der Regen- und der zweite während der Trockenzeit vor. F. Rühl (322) beobachtete, daß *Argynnis euphrosyne* in nassen Jahrgängen mit zahlreicheren und breiteren schwarzen Zeichnungen versehen ist, namentlich ist oft das Wurzelfeld ganz schwarz. Nach Berger (22) lebt die schwarze Form von *Aglia tau* als Raupe nur auf ganz feuchten Waldstellen: „Die Feuchtigkeit des Standortes der Futterpflanze, der größere Konsum von Wasser durch die Raupe ist gewiß mit Recht zu den Momenten zu zählen, welche das Erscheinen schwarzer Formen in der Freiheit befördern.“ So bezieht auch Pictet (287) die viel dunklere Farbe, welche Falter von *Vanessa urticae* zeigten, deren Puppen 8 Tage in feuchter Atmosphäre gehalten oder ebenso lang künstlichem Regen ausgesetzt worden waren, auf den Einfluß der Nässe. R. Schumann (337) fand bei feuchter und kalter Witterung im Mai und Juni 1899 ganz schwarze Maikäfer. Vielleicht darf als Folge des feuchteren (zugleich auch kälteren) Klimas auch die Tatsache angeführt werden, daß in der Ebene oder auf niedrigen Gebirgen vorkommende metallisch gefärbte *Carabus*-Arten im Hochgebirge schwarz gefärbt sind. So erscheint der grüne *C. auronitens* in den Alpen und Karpaten schwarz oder schwarzbrann. Auch *C. alpinus* auf dem Monte Rosa, *C. glacialis* auf der Hohen Tatra, *C. Baudii* auf dem Monte Viso u. a. kommen neben bronzefarbigen auch in schwarzen Exemplaren vor. Der bei uns schön blaue *Geotrupes vernalis* wird an der Ostseeküste schwarz. Frings (94) bettete im Herbst (1896) frische Puppen von *Vanessa c-album* und *Atalanta* so tief in sehr feuchten Sand ein, daß die Flügelscheiden vollkommen davon bedeckt waren. Der Hinterleib wurde sorgfältig freigehalten,

um eine Erstickung zu verhüten. An den ausgeschlüpften Faltern von *c-album* war eine Zunahme der dunklen Zeichnungen auf Ober- und Unterseite zu bemerken. Es fehlen aber auch nicht Angaben, wonach in anderen Fällen durch größere Feuchtigkeit Albinismus erzeugt wird. So beobachtete Standfuss, daß Exemplare von *Deilephila nerii*, die aus Puppen stammten, welche in Seitenlage auf sehr feuchtem Sande lagen, auf der betreffenden Seite albinistische Flügel hatten. Diejenigen Puppen, welche am Bauche lagen, ergaben albinistische Bildung symmetrisch ausgeprägt. In anderen Fällen entsteht, wie er meint, Albinismus umgekehrt durch Eintrocknung der Puppe. Er fand an sehr heißen trockenen Lehnen Puppen von *Epinephele janira* und *Coenonympha pamphilus*, welche ihm albinistische Falter gaben. Inwieweit hier die hohe Temperatur mitspielte, bleibt dahingestellt. Aus *Saturnia*-Puppen, die 7—10 Wochen zwischen Juni und Ende September sehr trocken gelegen hatten, und dann mehrmals intensiv befeuchtet worden waren, erhielt er etwa 1 Proz. Falter, welche mehr oder weniger verschwommene Zeichnungen hatten. Wenn ähnliche Verhältnisse in der freien Nntur auftreten — und sie kommen vor — dann werden sie ähnliche Folgen haben. Da eine Kreuzung solcher abnormen Individuen mit den normalen (aus überwinternden Puppen hervorgehenden) ausgeschlossen ist, so können solche Individuen der Ausgangspunkt für die Bildung von Varietäten und Arten werden. Standfuss weist auf einige Arten hin (*Saturnia Boisduvalii*, *Bombyx catax* und *rimicola*), die sehr wohl in solcher Weise entstanden sein können.

Burstert (36a) hielt Puppen von *Sphinx pinastri* in einer Lage, in der sie auf der einen Flügelscheidenseite ständig stark feucht, auf der anderen möglichst trocken gehalten wurden; von 40 Puppen schlüpfte nur ein Falter aus. Dieser hatte auf der Flügelpartie der rechten Seite, welche der Feuchtigkeit ausgesetzt war, hellere Farbe und ist zeichnungsloser, als dies links und überhaupt an normalen Stücken der Fall ist. „Man gewinnt den Eindruck, als sei hier durch die äußeren Verhältnisse lediglich die Ausbildung der feineren Zeichnung gehemmt und das zur Verfügung stehende dunkle Pigment an einzelnen günstig gelegenen Stellen abgelagert worden. Das dunkle Pigment ist also nicht vermehrt, sondern nur ungenügend verteilt.“ So sagt auch Weismann bezüglich der schwarz bestäubten italienischen Sommerform von *Polyommatus phlaeas* im Gegensatz zur Winterform: „Nicht die Quantität des erzeugten schwarzen Pigmentes unterscheidet beide Formen, sondern der Modus seiner Verteilung auf den Flügeln.“ Von Exemplaren der gleichen Schmetterlingsart, welche aus Puppen ausgeschlüpft waren, die im Eisschrank bei 7—10° C gelegen hatten, bemerkt derselbe Forscher, „daß die Feuchtigkeit des Eisschrankes nicht selten das Rot ganz blaßgelblich machte“.

Als halbwegs gesichertes Resultat aller dieser Angaben, die nur eine Auswahl dessen bilden, was überhaupt vorliegt, darf vielleicht gelten, daß erstlich einmal Veränderungen im Wassergehalt des Puppenkörpers die Ausfärbung eines Insektes zu beeinflussen vermögen, und ferner, daß sich dieser Einfluß keineswegs immer in der gleichen Richtung äußert, indem der Farbenchemismus einmal im Sinne albinistischer, das andere Mal im Sinne melanistischer Variationen verändert wird.

Das erstere wurde beobachtet bei *Melanargis galathea, Chrysophanus phlaeas, Erebia-, Pararge-* und *Coenonympha*-Arten, das Letztere bei verschiedenen Vanessen, *Argynnis euphrosyne, Ocneria dispar, Aglia tau* dem Maikäfer und einigen anderen.

Wenn man in dem Buche von Bachmetjew (l. c.), welches jedem, der auf diesen Gebieten weiterarbeiten will, unentbehrlich bleiben wird und eine unerschöpfliche Fundgrube von Beobachtungsmaterial bildet, die Kapitel nachsieht, welche den Einfluß der Temperaturverhältnisse, sowie mechanischer Einwirkungen und der Feuchtigkeit auf Färbung und Zeichnung der Insekten behandeln, so ist man erstaunt über die außerordentlich große Menge diesbezüglicher Mitteilungen in der Literatur. Es handelt sich freilich oft nur um gelegentliche Beobachtungen in der freien Natur, andererseits um Versuche, welche vielfach die wünschenswerte Sorgfalt und Kritik vermissen lassen. Dennoch erscheint es auffallend, wie außerordentlich wenig wir zur Zeit noch über den wichtigsten Punkt, nämlich die physiologischen Vorgänge, welche jenen Farbenwandlungen zugrunde liegen, wissen. Es liegt dieser bedauerliche Umstand meiner Ansicht nach hauptsächlich in zwei Momenten begründet. Einmal konzentrierte sich bisher das Hauptinteresse der Beobachter (fast durchweg Zoologen) auf die rein morphologische Vergleichung der künstlich erzeugten Abänderungen mit klimatischen Varietäten der Stammform oder dieser näher verwandten Arten. Die irgendwie neu entstandenen Formen, nicht ihr Entstehen war es, was die Aufmerksamkelt fesselte, und es ist dies auch nicht weiter verwunderlich, wenn man berücksichtigt, daß sich aus solchen Studien wichtige phyletische und namentlich auch tiergeographische Schlußfolgerungen ergeben.

4. Einfluß der Nahrung und chemischer Stoffe.

Erinnert man sich der Tatsache, daß bei manchen Insekten (namentlich Raupen und Schmetterlingen) die in der Haut resp. den Schuppen abgelagerten Pigmente umgewandelten Nahrungspigmenten entstammen, so erscheint es fast selbstverständlich, daß Veränderungen der Nahrung auch solche der Färbung bedingen können. Eine Puppe hat, wie Fuchs (102) sehr richtig bemerkt, eine durchschnittliche chemische Zusammensetzung, die wesentlich durch die Ernährungsart der Raupe bedingt worden ist. Es wirken demnach äußere Reize, etwa bei einem Temperaturexperiment, auf ein bestimmtes chemisches System, eine bestimmte Mischung chemischer Substanzen ein. Wechselt man die Nahrung, so ändert sich eventuell diese Zusammensetzung mehr oder weniger. Es können neue Stoffe auftreten oder sonst dagewesene fehlen, und es ist sehr wohl denkbar, daß gerade diese Komponenten für die jeweilige Färbung von ausschlaggebender Bedeutung sind. Man muß ja unter allen Umständen im Auge behalten, daß es sich bei den Farbenänderungen der Schmetterlinge und der Insekten überhaupt in letzter Linie um ausschließlich chemische Vorgänge handeln muß. Es ist dabei natürlich ganz abzusehen von jenen Fällen, wo Raupen (oder beispielsweise Aphiden) grün gefärbt erscheinen, weil die grüne Farbe des Darminhaltes und des Blutes durchschimmert. Auch kommen die zahlreichen Fälle nicht in Betracht, wo Raupen je nach der Futterpflanze oder dem

Standorte verschiedene Färbung aufweisen, denn hier spielen ganz andere Momente die wesentlichste Rolle. Dagegen ist es schon lange bekannt, daß gewisse Falter eine Farbenänderung erleiden, sobald die Raupen mit anderen Pflanzen gefüttert werden. Die meisten Erfahrungen liegen über *Arctia caja* vor. Schon 1870 teilte TEICH (372) in einem Vortrag über den Einfluß der Nahrung auf die Färbung der Schmetterlinge mit, daß die Farbe der genannten Art von der Nahrung der Raupe abhängig ist, „denn füttert man die Raupen mit Schöllkraut (*Chelidonium*), so werden die sonst ziegelroten Hinterflügel gelb, gibt man ihnen aber Bilsenkraut (*Hyoscyamus*) so werden die Falter fast einfarbig kaffeebraun". Auch der Marquis DE LAFITOLE (204) fütterte Raupen desselben Schmetterlings mit *Chelidonium*, er konnte aber nur einen einzigen Falter aufziehen, die anderen starben alle als Puppen. Dieses eine Exemplar war normal. Wie widersprechend auf diesem Gebiete die Angaben sind, geht z. B. auch daraus hervor, daß, während RÖSSLER (320) bei Fütterung mit *Symphoricarpus* (Schneebeere) vom Ei ab mit jeder Generation dunkler werdende Falter (*Arctia caja*) erhielt, bei denen das Weiß auf der Oberfläche mehr und mehr verschwand und die schwarzen Flecken der Unterflügel sich vergrößerten und zusammenflossen, BIEGER (24) unter den gleichen Umständen Exemplare mit viel breiteren weißen Querbinden erzielte. Die gleiche Erscheinung beobachtete GAUKLER (115) bei Fütterung derselben Raupen mit *Aconitum napellus*. Durch Aufzucht der *Arctia caja*, Raupen mit Weidenblättern erhielt derselbe Beobachter Schmetterlinge, welche sich durch vorherrschendes Braun auf den Vorderflügeln und große, beinahe zusammenfließende schwarzblaue Flecke der Hinterflügel auszeichneten. Bei einem Stück waren die weißen keilförmigen Flecke des Vorderrandes zu Punkten reduziert, während bei einem anderen Exemplar nur noch ein einziger kleiner Fleck vorhanden war und die weiße schräge Binde gänzlich fehlt. Auch bei Fütterung mit Salat waren die Ergebnisse außerordentlich wechselnd. RÖSSLER (l. c.) gibt als Folge viel Weiß und wenig Schwarz und mehr gelbe als rote Hinterflügel an, auch GLASER beschreibt als Folge „sehr bleiche" Färbung, während POLLAK (293) unter gleichen Umständen dunkel gefärbte Falter erhielt. Nach PREST (303) soll durch Fütterung mit halbverwelkten oder trockenen Pflanzen das Verhältnis von Braun und Schwarz in Weiß und Rot geändert werden. SLEVOGT fütterte Raupen von *Arctia caja* mit Brennesseln und erhielt die Stammform; sämtliche Tiere dagegen, die eine in seinem Garten wachsende verwilderte Lupinenart fraßen, entwickelten sich zur aberratio *flavescens*. Nach KEFERSTEIN hat KEITEL eine Raupe von *Euprepria caja* mit blühendem Rittersporn (*Delphinium*) gefüttert. Der daraus hervorgegangene Falter war ganz schwarz und hatte nur wenig Anzeichen von feinen weißen Strichen (KOLBE, 187). Man wird zugeben müssen, daß allen diesen Behauptungen gegenüber Skepsis wohl am Platze ist, zwar nicht in bezug auf die tatsächlichen Befunde, aber wohl hinsichtlich ihrer Zurückführung auf die abgeänderte Ernährung. Naturgemäß wird man voraussetzen dürfen, daß alle Raupen, welche polyphag sind (wie besonders die der genannten Schmetterlingsart), einer Verschiedenheit des Ernährungsmaterials von vornherein angepaßt erscheinen, so daß sich ein Einfluß abgeänderter Ernährung weniger leicht geltend machen wird, als wenn es möglich ist, mono-

phagen Arten (Spezialisten) eine ihnen fremde und nicht zusagende Nahrung aufzuzwingen. Wenn dennoch unter gewissen Umständen Farbenänderungen des ausgeschlüpften Falters resultieren, wie es ja kaum zu bezweifeln sein dürfte, so spricht dies a fortiori wenigstens für die Möglichkeit eines derartigen, durch die Nahrung vermittelten Einflusses. Es müßten aber solche Experimente in viel größerem Umfang und mit Beachtung aller sonst etwa in Betracht kommenden Faktoren angestellt werden. Daß die experimentellen Bedingungen, um auf dem Wege der Ernährung Farbenänderungen zu erzielen, nicht allzu leicht zu ermitteln sind, ergeben die negativen Befunde eines so hervorragenden Forschers wie Standfuss (358), der im Verlaufe vieler Jahre sich bemühte, bei Tausenden von Raupen durch ausschließliche Ernährung mit Fleisch, durch Zusatz von Säuren, Alkalien, Farbstoffen, Kochsalz usw. Farbenveränderungen zu erzielen. Es wurde allenfalls Verkümmerung in Form und Größe, niemals aber eine wesentliche Verschiebung der Färbung beobachtet. Gleichwohl liegen glaubwürdige Versuche mit positiven Erfolgen vor.

So hat Pictet (287) ausgedehnte Versuche an Raupen von *Ocneria dispar* (Normalnahrung Eichen) angestellt. Mit Nußblättern aufgezogen, ergaben sie in erster Generation Männchen, deren Graubraun einen gelblichen Ton angenommen hatte, die Zeichnungen waren verwischt, die Weibchen zeigten keinen merklichen Unterschied. In zweiter Generation (bei fortgesetzter Nußblattfütterung) war die Grundfarbe der Männchen weiß und die Zeichnung bei beiden Geschlechtern war noch heller geworden. In der dritten Generation war die Flügelzeichnung kaum noch bemerkbar, die Männchen waren fast völlig weiß ausgefallen. Ziemlich denselben Einfluß übte die Fütterung mit Mispel, Roßkastanie, Eberesche. Raupen der gleichen Art, die mit Esparsette, Pimpernelle oder mit Löwenzahn aufgezogen wurden, gaben in erster Generation Falter mit verdunkeltem Grund und intensiverer Zeichnung, in zweiter Generation verstärkten sich diese Abänderungen noch. Eine eigentümliche Kombination von Färbungs- und Zeichnungscharakteren läßt sich erreichen, wenn z. B. eine Generation von *Ocneria* mit Nußblättern, die nächste mit Esparsette, die dritte mit Eichenlaub gefüttert wird. Die Falter zeigen schließlich auf ihren Flügeln eine Mischung der drei durch die Futterpflanzen bedingten Zeichnungstypen. Von besonderer Bedeutung erscheint mir eine zweite Versuchsreihe, denn sie zeigt, daß die durch anormale Fütterung während einer Generation erworbenen Eigenschaften sich nicht verlieren, wenn in zweiter und dritter Generation normales Futter gereicht wird, selbst noch in vierter Generation verharren einige Stücke in aberrativer Färbung.

Bei *Biston hirtarius* und *Himera pennaria* bringen Nußblätter und Pimpernelle den gleichen Erfolg wie bei *Ocneria dispar* hervor. Bei *Lasiocampa quercus* wurde mit Nußblättern in einer Generation eine Aufhellung der fahlen Binde, mit Esparsettefütterung dagegen sehr dunkle Schmetterlinge erzielt, die an var. *alpina* erinnerten, mit Blättern von *Laurocerasus* gefüttert, wurden namentlich die Männchen dunkler. Wurde *Abraxas grossulariata Evonymus japonicus* statt *E. europaeus* gereicht, so gab es in den ersten zwei Generationen nur eine schwache Variation, erst in der dritten verstärkte sie sich

zu einer Verminderung der schwarzen Flecken und einer Aufhellung der gelben Binde, die bisweilen selbst zum Verschwinden neigte. Analoge Variationen lieferte Fütterung von Päonien- und Nußblättern an *Saturnia puvonia* und von *Laurocerasus* an *Bombyx lanestris. Porthesia chrysorrhoea*, mit Blättern der letztgenannten Pflanze aufgezogen (statt Eichen- und Fruchtbaumlaub) gab keine Abänderungen, wenn man aber junge Schosse von *Laurocerasus* reichte, schlüpfte in großem Prozentsatz die Aberr. *punctata* aus. Fütterung mit Blättern dieser Pflanze ergab bei *Bombyx neustria* schon in erster Generation bei den Männchen die braune Weibchenfärbung. Raupen von *Psilura monacha*, mit Nußblättern (statt Coniferen oder Eiche) gefüttert, lieferten 25 Proz. der Falter als var. *nigra* und 40 Proz. normal gefärbte Exemplare. Bei *Van. urticae* erhielt PICTET durch Fütterung mit Blüten der Nesseln die var. *urticoides*.

PICTET glaubt aus seinen Versuchen schließen zu dürfen, daß es weniger die chemische Beschaffenheit der verzehrten Blätter ist, als ihre Struktur, welche auf die Variationsbildung Einfluß hat, und daß das schwerverdauliche und schwerbekömmliche (? B.) Baumlaub einen schädigenden Einfluß auf die Entwicklung und dadurch auf die Färbung des Falters ausübt, während krautige Pflanzen mit ihrem größeren Gehalt an Nährstoffen (? B.) die Entwicklung der Raupen und damit die intensivere Pigmentbildung begünstigen. Ersterenfalls sollen albinotische Abweichungen, letzterenfalls melanotische die Regel sein. Ich glaube nicht, daß man, ganz abgesehen von Ausnahmen, die PICTET selbst anführt, dieser Auffassung zustimmen kann, und möchte als besonders dagegensprechend auf die an sich sehr unvollständige Ausnützung der aufgenommenen Nahrung im Raupendarm hinweisen, die es erforderlich macht, daß unter allen Umständen ungeheure Quantitäten von Blattfragmenten verzehrt werden müssen. Es kommt daher meiner Ansicht nach in der Hauptsache auf die chemische Beschaffenheit der durch das Abbeißen eröffneten Zellen an und nicht auf deren „Struktur“ (Zellenmembran etc.).

Auch bei PICTET fehlt es nicht an Widersprüchen, die noch der Aufklärung harren. Wenn er behauptet, daß die durch Futteränderung aberrativ gewordenen Schmetterlinge in der eingeschlagenen Variationsrichtung noch fortschreiten, wenn die Raupen durch mehrere Generationen mit dem neuen Futtermaterial weiter gezogen werden, und wenn sich die neu erworbenen Farbenänderungen als erblich fixiert erweisen, indem dieselben sogar dann bestehen bleiben, wenn in zweiter und dritter Generation normales Futter gereicht wird, so erscheint es nicht ohne weiteres verständlich, wenn PICTET behauptet, bei denselben Schmetterlingsarten könne auch plötzlich ein Rückschlag zur ursprünglichen Färbung erfolgen. So führt er an, daß *Ocneria dispar* in zwei Generationen mit Nußblattfütterung und einer eingeschobenen mit normaler Nahrung albinotische Falter und dann in einer vierten Generation, die wieder mit Nußblättern aufgezogen wurde, Schmetterlinge ergab, die den albinotischen Charakter aufgegeben hatten. *Abraxas grossulariata*, durch drei Generationen mit *Evonymus japonicus* aufgezogen, verriet eine albinotische Variationsneigung, insofern sich die schwarzen Flecke stark verkleinern und die gelbe Binde dem Verschwinden nahekommt, in einer vierten Generation aber wurde die Abweichung plötzlich aufgegeben. Ich glaube nicht, daß man aus diesen Befunden auf eine „Gewöhnung“

an den Nahrungswechsel schließen darf. Jedenfalls sind weitere Untersuchungen durchaus erforderlich. Nach Bachmetjew kann man sich den Einfluß der jeweiligen Nahrung auf die Färbung in verschiedener Weise denken. Es kann die von der betreffenden Insektenspecies bis dahin nicht gebrauchte Nahrung neue Bestandteile ins Blut bringen, welche in demselben neue chromogene Verbindungen bilden könnten, oder wohl auch die pigmentbildenden Zellen direkt beeinflussen; es wäre auch denkbar, daß eine ungewohnte Nahrung gewisse zur Ausarbeitung der normalen Farbstoffe erforderliche Substanzen nicht enthält, oder endlich es könnten dadurch Entwicklungsstörungen hervorgerufen werden, indem die Verdauung nicht normal vor sich geht, was im extremen Falle zum Hungern führen würde. Solche Hungervariationen hat Pictet direkt beobachtet. Er zog Raupen von *Vanessa urticae* mit tagtäglich ungenügender Nahrung auf und erhielt aus solchen Puppen melanotisch veränderte Zwergformen. Es steht dies in Widerspruch mit seiner Behauptung, daß Melanismus in anderen Fällen als Folge von „Uebererernährung“ (krautige Pflanzen) auftritt. Raupen von *Aporia crataegi*, die, erwachsen, einer zweimaligen Fastenperiode unterworfen wurden, gaben Falter mit ganz glasigen Flügeln.

Die Frage ob fremde ins Blut gebrachte chemische Stoffe die Färbung zu beeinflussen vermögen, ist mehrfach experimentell geprüft worden. Mit Uebergehung der Versuche von E. Hein (148—151), welche wohl kaum ernste Beachtung verdienen, sei hier nur der Angaben von Gräfin Linden (l. c.) gedacht. Sie fütterte Raupen von *Van. urticae* mit Nesseln, deren Blätter mit sehr heterogenen Stoffen in Lösung bestrichen worden waren (Blut, Eisenalbuminat, Arginin, Zucker, Lupulin, Capsicum, Morphium). Ueber die Resultate bemerkt sie folgendes: „Kräftigere glänzendere Farben erzeugt die Fütterung mit Eisenalbuminat, Zucker, Lupulin. Heller gefärbt erscheinen die mit Blut gefütterten Schmetterlinge, die Zeichnung wird bei manchen von ihnen undeutlich verwaschen. Eine auffallende Verdunkelung der Grundfarbe trat bei Fütterung mit Arginin und Morphium ein. Die mit Morphiumlösung gefütterten Falter sind außerdem vor den anderen durch eine größere Beimischung von Rot ausgezeichnet. Auch die mit Capsicum gefütterten Raupen ergaben ziemlich dunkel gefärbte Schmetterlinge.“ Sehr dunkle Exemplare von *Van. urticae* erhielt auch Pabst (280a), wenn er die Raupen von Anfang an (in dunkel gehaltenem Behälter) mit Brennesseln fütterte, die in konzentrierter NaCl-Lösung standen (? B.). Auch Kallenbach will sehr dunkle Exemplare von *Spilosoma lubricipeda* durch Fütterung der Raupen mit in Salzwasser getränkten Blättern gezüchtet haben und weist auf entsprechende Varietäten hin, welche in Helgoland in der Nähe der See vorkommen. Standfuss (364) fütterte die Raupen von *Callimorpha dominula* von klein auf mit Pflanzen, die in Kochsalzlösung eingefrischt standen; dabei erhielt das Rot der Hinterflügel deutlich einen Stich ins Gelbe, er machte ebenfalls darauf aufmerksam, daß die Formen von *C. dominula* und *hera* „mit gelben Hinterflügeln sich konstant oder doch am zahlreichsten in nicht zu großer Entfernung von der Meeresküste finden“. Wie Mivart (On truth, p. 378) berichtet, hat Moritz Wagner seinerzeit Darwin einen Fall mitgeteilt, der eine *Bombyx*-Art betrifft, die in mehreren Exemplaren als Puppe im Jahre 1870 von Texas nach

der Schweiz gebracht wurde. Die Schmetterlinge, welche im folgenden Jahr ausschlüpften, zeigten den normalen Typus der Texasart (*B. luna*). Ihre Nachkommen wurden dann mit Blättern von *Juglans regia* anstatt mit dem heimatlichen Futter der *Juglans nigra* genährt. Die (35) Schmetterlinge, welche sich aus diesen Raupen entwickelten, waren alle von ihren Eltern sowohl in Form wie Färbung so verschieden, daß sie von Entomologen als besondere Species bezeichnet wurden. Bei der Stammart ist die Farbe ein ins Gelbliche spielendes Grün, während die Farbe der „neuen Art“ schön zitronengelb war; der karminrote, nach innen weißlich gesäumte Randstreifen, welchen die Vorderflügel der *luna* tragen, ist bei der neuen Art fast ganz verschwunden und nur durch eine sehr schmale dunkelgelbliche Färbung des äußersten Randes angedeutet. Am merkwürdigsten aber ist bei der „neuen Art“ die Entstehung einer neuen Zeichnung auf den Vorderflügeln, die in einem dunklen außen etwas ausgezackten Querstreifen auftritt, während ein solcher auf den Flügeln der Stammart ganz fehlt. In den nördlichen Staaten Amerikas kommt eine dieser „neuen Species“ sehr ähnliche Art vor, welche in Texas ganz fehlt. Es bleibt fraglich, ob hier nur der Wechsel der Nahrung oder noch andere (klimatische) Einflüsse an der Veränderung Anteil hatten.

Ueberaus zahlreich sind die Beobachtungen über Farbenänderungen bei Raupen unter dem Einfluß wechselnder Nahrung. Leider liegen hier die Dinge keineswegs einfach, sondern es spielen außer der Ernährung auch noch andere Momente (Lichteinfluß u. a.) eine wichtige Rolle, insbesondere finden wir hier die auffallendsten und merkwürdigsten Anpassungserscheinungen, die, wenn auch in manchen Fällen, so doch keineswegs immer, einfach auf die Farbe der Nährpflanze bezogen werden können und deren physiologisches Entstehen noch fast ganz in Dunkel gehüllt ist.

Den Sammlern ist es seit lange bekannt, daß Raupen einer und derselben Species, wenn sie sich von verschiedenen Pflanzen nähren, je nach der Pflanzenart verschieden gefärbt sind. Sehr bekannt sind die Farbenvarietäten oder wohl richtiger Farbenwandlungen der *Eupithecia*-Raupen. Ausführliche Mitteilungen über diesen interessanten Gegenstand finden sich bei A. Speyer in der Stettiner Entomologen-Zeitung, 1883, p. 337 ff.: „Die Raupe der gemeinen, polyphagen *absinthiata* wechselt ihre Farbe mit der ihrer Nahrung. Auf *Artemisia vulg.* erscheint sie dem Aussehen der jüngeren oder älteren Blüten entsprechend in scheckiger, bald mehr grüner, bald mehr rötlicher Färbung mit weißlichen und dunklen Zeichnungen, auf den Blüten des Heidekrautes wird sie trübrot, auf denen der Goldrute (*Solidago virgaurea*) gelb etc., während die aus allen diesen so höchst unähnlichen Raupen hervorgehenden Schmetterlinge im Verhältnis nur unerhebliche und dabei so unbeständige Unterschiede zeigen, daß sie nicht als eigene Arten oder auch nur konstante Varietäten betrachtet werden können. Nur der auf Hopfen und Johannisbeeren übersiedelte Zweig des *absinthiata*-Stammes (*E. assimilata* Guenée) darf allenfalls Ansprüche darauf erheben, als eigene, genügend befestigte Art anerkannt zu werden, da bei ihm auch das vollkommene Insekt eine zwar nur leichte, aber doch anscheinend standhafte Abänderung erfahren hat. In diesem Falle ist die Raupe aber auch zugleich von der Blüten- zur Blattnahrung übergegangen und hat demzufolge eine

viel eingreifendere Veränderung erlitten als ihre Verwandten. Sie hat nicht nur das einfache Grün der Blätter angenommen, mit wenig auffallender dunkler Rückenlinie, sondern auch ihre Gestalt den Bedürfnissen angepaßt, sich blattrippenartig in die Länge gedehnt, da sie an der Unterseite der Blätter zu sitzen pflegt.“ Nach RÖSSLER zeigen einzelne dieser Raupen rote Zeichnungen oder wohl auch einen roten Anflug; diese findet man in der Regel unter welkem Laub. SPEYER (l. c.) weist auf die Möglichkeit hin, daß diese Farbenänderung vielleicht auf einen unmittelbar wirkenden Einfluß der Nahrung zurückzuführen ist. Es ist ihm wahrscheinlich geworden, „daß Saftigkeit oder Trockenheit des Futters auf die Färbung einwirken kann, daß dürres Futter zumal manche grüne Raupenarten geneigt macht, sich rot oder braun zu färben. Einen wohl auch hierhergehörigen Fall hat auch LEHMANN (208a) beschrieben. Die Raupen von *Eriopus purpureofasciata*, die sich auf den Wedeln des Adlerfarns (*Pteris aquilina*) finden, sind gewöhnlich verschiedenfarbig, grün, gelblich, rötlich. Es zeigte sich nun, daß die grünen Raupen auf den grünen Wedeln, die gelben und rötlichen auf welkenden vorkommen. Das wäre ein recht deutlicher Fall von Schutzfarbe „wenn man nicht annehmen will, daß mit dem Schwinden des Chlorophylls der Pflanze das Grün der Raupe sich ins Gelbe und Rötliche wandle.“ Später hat dann auch HABICH (143) darauf aufmerksam gemacht, daß Raupen von *E. sobrinata* im Freien gewöhnlich hellgrün mit dunkelgrüner dorsaler und weißer Laterallinie gefunden werden. Diese Färbung ändert mit zunehmender Trockenheit des als Futter dienenden *Juniperus communis* von Gelb bis Rot ab und die Raupen nehmen zugleich Zeichnungen an, welche man bei denselben im Freien vergebens suchen würde. Derselbe Autor bestätigt, daß die Färbung der Raupen des Genus *Eupithecia* von der Nahrungspflanze abhängig ist; er fand die Raupe von *E. oblongata* auf *Buphthalmum salicifolium* lebhaft gelb, auf Scabiosen bläulich, auf *Peucedanum alsaticum* grünlichgelb und auf *Cirsium* blaßrot. *E. digitaliata* hat die Färbung der Staubgefäße von *Digitalis lutea* und sonst keine Zeichnung, ist aber diese Raupe genötigt, sich von den Samenkapseln zu ernähren, so färbt sie sich von Grün bis Rosa und nimmt die Querzackzeichnung der *E. linariata* an.

In seinem Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge bemerkt STANDFUSS bezüglich der Raupen von *Eupithecia absinthiata*: „Es kann sich treffen, daß wir im Laufe weniger Stunden die Raupen in 6 ganz verschiedenen Färbungen antreffen, nämlich zitronengelb etwa in den leuchtenden Aehren der Goldrute, grün an nicht oder noch nicht blühenden Internodien der gleichen Pflanze, rosa auf den Köpfen der Grasnelke (*Statice armoria*) oder an Centaureen, weiß an den Dolden von *Pimpinella saxifraga*, braun in den Blütenbüschen des Beifuß (*Artemisia*), ja sogar schön himmelblau auf den kleinen Kugeln von *Scabiosa pratensis*. Dieser Proteus vermag sein Kleid sogar total umzufärben, wenn noch klein genug mehrmals, falls man ihn in der Sonne auf Blumen von verschiedener Farbe (etwa Astern) erzieht.“ Er wäre in vieler Hinsicht von größtem Interesse, diesen Farbenwandel genauer experimentell zu untersuchen, worauf auch schon v. FÜRTH aufmerksam gemacht hat.

Daß die Raupen durch Futterwechsel zu morphologischen Veränderungen gebracht werden können, lehren die Eupithecien hiernach sicher genug; es fragt sich nun, auf welchem Wege dies zustande kommt. Ohne natürlich leugnen zu wollen, daß die jeweilige der Pflanzenart (Blüte, Blätter) angepaßte Färbung die biologische Bedeutung einer Schutzfarbe hat, so ist doch damit in keiner Weise eine Erklärung ihres Zustandekommens gegeben. Wenn man aber berücksichtigt, daß so sehr viele Raupen und andere Insektenlarven einfach dadurch „geschützt“ sind, daß das Chlorophyll ihrer Nahrung das Blut grün färbt, so liegt es nahe, auch an die Möglichkeit einer Einwirkung des Farbstoffes jener Blüten zu denken. „Man müßte ganze Bruten einer rot oder bunt gefärbten *absinthiata*-Form ganz jung, womöglich gleich vom Ei an, ausschließlich mit Goldrutenblüten füttern und umgekehrt aus gelben *Solidago*-Raupen gezüchtete auf Beifuß oder Heidekraut bringen, und beobachten, ob schon dadurch der Farbenwechsel eingeleitet wird. Es würde so, da die Haut dieser Raupen ziemlich durchscheinend ist, ohne allen Zeitverlust eine vorteilhafte Nuancierung des Kolorits hergestellt werden, wenn etwa der Farbstoff des Futters die Blutmasse färbte.“ (Speyer.) Gegen eine solche Deutung scheinen Erfahrungen von Mac Lachlan zu sprechen. Er sammelte im Herbst gegen hundert Raupen von *E. absinthiata*. Die auf *Senecio jacobaea* gefundenen waren gelblich, die auf *Centaurea nigra* rötlich, die von *Matricaria* stammenden weißlich. Er setzte sämtliche Raupen, die schon ihre volle Größe erreicht hatten, auf *Senecio*, fand aber nicht, daß sie die Neigung äußerten gelb zu werden. Dies beweist nach Mac Lachlan, daß die Raupe von Jugend auf dieselbe Pflanzenart bewohnen muß, um sympathisch gefärbt zu werden und ferner, daß die Färbung nicht direkt von der Nahrung verursacht wird etwa dadurch, daß sie durch die durchsichtige Haut hindurchschiene. Demungeachtet könnte aber meiner Meinung nach den Nahrungspigmenten ein wichtiger Einfluß zukommen, wenn man die durch andere Erfahrungen gestützte Annahme macht, daß sie das Material für die Bildung spezifischer Hautpigmente liefern. Es stehen den Beobachtungen von Mac Lachlan andere von Rühl (321, 322) gegenüber. Er erzog Raupen von *E. pusillata*, die er beständig mit *Juniperus* fütterte; ihre gleichmäßig grüne Färbung behielten sie bis zur Verwandlung. Wurde ihnen aber *Larix europaea* gereicht, so nahmen sie nach der zweiten Häutung eine braune Färbung an, die sie beibehielten. Die Raupen von *E. scabiosata* haben, wie schon erwähnt, eine schieferblaue, der Blume ähnliche Färbung. Wurden dieselben aber mit *Hypericum* gefüttert, so können sie vorherrschend gelb oder grün gefärbt sein, je nachdem ihnen nur die Blüten oder die Blätter gereicht werden. Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, daß ungeachtet der außerordentlichen Variabilität der Eupithecien-Raupen, die Schmetterlinge doch nur wenig verschieden sind. *E. castigiata* und *lariciata* sind als Schmetterlinge so ähnlich, daß kaum ein stichhaltiges Unterscheidungsmerkmal angegeben werden kann (Stettiner Entomol. Ztg., 1882, p. 386), während die den Nadeln der Lärche in Form und Farbe angepaßte Raupe der letzteren gar keine Aehnlichkeit mit der polyphagen, auf allerlei Kräutern und Laubholzgesträuch lebenden Raupe der *E. castigiata* behalten hat (Speyer). Die Umformung der Raupe bei erhaltener Aehnlichkeit der Schmetterlinge

ist der häufigere Fall; es fehlt aber auch nicht an Beispielen, wo die Raupen sehr verschiedener Schmetterlinge sich infolge der Anpassung an gleiche Nahrung und Lebensweise zum Verwechseln ähnlich geworden sind, die Inkongruenz also in entgegengesetzter Weise zur Anschauung kommt. *E. pusillata* ist eine von *lariciata* sehr verschiedene Art, hat aber wie diese, mit der sie Nahrung und Lebensweise teilt, als Raupe Form und Farbe der Coniferennadeln in so übereinstimmender Weise angenommen, daß Speyer einen Unterschied der eingesammelten Raupen beider Arten gar nicht bemerkte. Später zu erwähnende Untersuchungen von Schröder (328) werden zeigen, daß bei der Färbung der Eupithecien-Raupen außer der Nahrung auch die Belichtung eine ganz wesentliche Rolle spielt. Diese ist vielleicht auch in einem von Gartner (109a) mitgeteilten Falle nicht ohne Bedeutung. Die eben ausgeschlüpfte, auf *Cytisus biflorus* lebende Raupe von *Colias myrmidone* ist bräunlich bis grünlich, nach der ersten Häutung wird sie trübgrün, nach der zweiten grün, wie das Blatt, auf dem sie lebt. Nach der dritten Häutung beginnt die grüne Körperfarbe meist ins Purpurbraune zu spielen, wie man oft das *Cytisus*-Laub im Herbstschmuck antrifft. Dann hört sie auf zu fressen, spinnt sich auf dem bald zu Boden fallenden Blatte ein und überwintert. Wenn nun die fast erwachsene Raupe im nächsten Frühling die vierte Häutung vollzogen hat, ist der purpurbraune Anflug ihrer Körperhaut verschwunden und einer grünen Farbe gewichen, die dem frischen Grün des jungen Laubes entspricht. Eine Zusammenstellung ähnlicher Fälle hat Meldola in der englischen Ausgabe von Weismanns Studien zur Deszendenz-Theorie und in seiner Abhandlung in den Proceed. Zool. Soc., 1873 gegeben. Wie er berichtet, soll die Raupe von *Sphinx ligustri* dunkler grün gefärbt sein, wenn sie auf *Laurus tinus* lebt, als wenn sie spanischen Flieder bewohnt, auf Eschen erscheint sie mehr graugrün. Poulton (l. c.) fand dieselbe Raupe auf Hartriegel von mehr hellgelber Grundfarbe, die schrägen Streifen lebhaft purpurrot, während sie bei der Fliederform bläulich erscheinen. Dieselben Verschiedenheiten sah er bei künstlich aus Eiern aufgezogenen Raupen desselben Geleges auftreten, wenn ein Teil mit Flieder, ein anderer mit Hartriegel gefüttert wurde. Auch bei den Raupen von *Smerinthus ocellatus* sind Farbenvarietäten infolge verschiedener Nahrung bekannt. Nach Borcher zeigen Exemplare auf *Salix viminalis* eine hellgelblichgraue Grundfarbe mit rotbraunen Fleckenreihen, auf *Salix triandra* sind sie oben weißlichgrün, nach unten in Bläulichgrün übergehend. Nach Poulton findet sich auf *Salix rubra* und *cinerea* sowie auf Holzapfel eine hellgrüne Varietät, auf *Salix viminalis* entstehen mehr weißlichgrüne Formen (Trans. Entom. Soc. London, I, April 1884), ebenso auf Apfel. Obschon für freilebende Raupen der genannten Species die durch verschiedene Futterpflanzen bedingten Farbenunterschiede nicht so auffallend sind, indem die auf *Salix rubra* und *cinerea* lebenden nur Zwischenformen zwischen der weißlichgrünen und gelbgrünen Varietät darstellen und nicht wie die künstlich gezogenen rein gelbgrün sind, so kann doch kein Zweifel darüber bestehen, daß es sich hier um außerordentlich feine Anpassungserscheinungen, um „Schutzfärbung", handelt, welche nicht allein auf die Verschiedenheit der Nährstoffe bezogen werden können. Stets zeigt sich, daß auf Blättern mit weißwolliger Unterseite weißlichgrüne, auf solchen mit

glatter grüner Unterseite dagegen gelbgrüne Raupen leben, so daß es möglich erscheint, aus der Beschaffenheit der Blattunterfläche auf die Färbung der betreffenden Raupen zu schließen. POULTON führt in dieser Beziehung einige interessante Beispiele von verschiedenen Weidenarten an, denen die Raupen von *Smerinthus ocellatus* angepaßt erscheinen. So finden sich auf *Salix Smithiana* und *caprea* Zwischenformen entsprechend der Tatsache, daß auch diese beiden Weidenarten die Charaktere von *S. viminalis* und *cinerea* in sich vereinen und wie die Beschaffenheit der Blattunterseite mehr jener von *S. viminalis* gleicht, so prävaliert auch bei den betreffenden Raupen das Weißlichgrün. POULTON kommt zu dem Schluß, daß im gegebenen Falle mit dem direkten Einfluß der Futterqualität noch eine besondere, in der Organisation der betreffenden Individuen begründete „Tendenz zur Erzeugung einer bestimmten Färbung“ interferiert, welche als eine erbliche durch Ernährung zahlreicher Generationen auf einer und derselben Futterpflanze erworben wurde. PIEPERS (288) ernährte auf Java die ursprünglich grüne Raupe von *Chaerocampa alecto* mit rötlichen *Begonia*-Blättern und beobachtete dabei, daß sie immer mehr rotbraun wurde. „Bestimmt schien der Farbstoff der Nahrung die Ursache davon zu sein, denn auch die noch feuchten Exkremente der Raupe waren dermaßen damit getränkt, daß sie auf weißem Holz und Fließpapier rötliche Flecke zurückließen“ (l. c. p. 80). Doch betrachtet dies PIEPERS offenbar nicht als allgemeine Regel, denn er fügt hinzu, daß „auch auf anderen, nicht roten Blättern lebende Raupen dieser Art doch rotbraun werden und die große Menge der Sphingidenraupen lebt allein auf grünen Blättern und wird trotzdem zum Teil braun“. Sehr naheliegende Versuche hat er leider nicht angestellt. Von anderen Beispielen, die zugunsten des Einflusses der Ernährung auf die Raupenfärbung geltend gemacht worden sind, erwähne ich noch die Angaben von MÖLLER (267). Er fand die Raupe von *Amphidasis betularia* gelbgrün, wenn sie auf Birken lebt, aschgrau auf Eichen, gelbbraun auf Rüstern, gelbgrün und auf dem Rücken rostbraun beschattet auf Weiden und Pappeln. Unter den Spinnern sind die Raupen der Nonne (*Liparis monacha*) auf Kiefern weißgrau, auf Fichten dunkelgrau und auf Lärchen fast schwarz. Die nackte Raupe von *Cucullia tanaceti* soll ihre weiße Grundfarbe verlieren und gelb werden, sobald sie nicht mit den grünen Blättern von *Tanacetum vulg.* oder *Artemisia vulg.*, sondern mit der gelben Blüte der zuerst genannten Pflanze gefüttert wird. DIETZE (59a) beobachtete, daß die Raupen von *Geometra venosáta*, welche auf *Silene* lebt, schmutzig-grün ist, während sie auf *Lychnis vespertina* rot gezeichnet erscheint.

In derselben Weise wie bei Schmetterlingsraupen finden wir Beziehungen zwischen der Färbung des Körpers und der Futterpflanze, die wohl auch in analoger Weise zu erklären sein dürften, auch bei den Larven zahlreicher Blattwespen (Tenthredinidae, CAMERON, 37). So erscheinen die Larven von *Camponiscus luridiventris*, welche auf der Unterseite von Blättern leben, stets einfarbig grün und auch die Larve von *Nematus pallescens* ist, wie die Blätter von *Salix cinerea*, ihrer Futterpflanze gefärbt. Wie die meisten an Gräsern und anderen schmalblättrigen Pflanzen lebenden Schmetterlingsraupen einfarbig grün erscheinen oder mit weißlichen oder rötlichen Längsstreifen versehen sind, so gilt das gleiche auch von vielen Blattwespenlarven

(z. B. *Nematus conductus*, *N. fallax*, *N. rumicis* u. a.). An Kiefernadeln lebende, den verschiedensten Familien angehörige Raupen sind wie jene gefärbt und ebenso verhält es sich mit an gleicher Pflanze lebenden Blattwespenlarven (*N. Erichsonii*, *Lophirus virens*). Als eines der schönsten Beispiele schützender Aehnlichkeit führt Cameron (l. c.) die Larve einer *Nematus*-Art an Wacholder (*Juniperus*) an. Sie kann kaum erkannt werden, so ähnlich ist sie in der Färbung den Wacholdernadeln. In allen diesen Fällen wird natürlich nur die grüne Grundfarbe im allgemeinen als durch das Chlorophyll der Nahrung direkt bedingt angesehen werden können, während die feineren Details der Anpassung nach Form und Farbe im wesentlichen wohl als durch Zuchtwahl erworbene erbliche Charaktere aufzufassen sind, wobei allerdings der Einfluß einer bestimmten Nahrung und vielleicht in noch höherem Grade der Farbe der Umgebung auf die Entstehung geeigneter Varietäten von wesentlichstem Einfluß gewesen sein dürfte.

Man wird sich sicher sehr hüten müssen, dem Einfluß der Nahrung auf die Entstehung auch nur der Raupengrundfarbe eine allzuweit gehende Bedeutung beizumessen und einige der oben angeführten Beispiele sind sehr geeignet, in dieser Beziehung zur Vorsicht zu mahnen. Es erscheint beispielsweise durch nichts gerechtfertigt, wenn in Kolbes Einführung in die Kenntnis der Insekten die auffallend bunten Farben vieler auf Giftpflanzen lebenden und erfahrungsgemäß vor Nachstellung seitens der Vögel geschützten Raupen darauf zurückgeführt werden, daß die Giftstoffe jener Pflanzen in den Körper der Raupen übergehen und hier die bunten Farben hervorrufen (Slater, 344). Eine Anpassung an die Farbe ihrer nächsten Umgebung kommt bei Raupen außerordentlich häufig vor, sofern dieselben nicht in anderer Weise (z. B. durch Bedeckung mit Dornen, Haaren, Stacheln etc.) geschützt sind. Allein, wenn man in Hinblick auf Poultons Beobachtungen auch zugeben mag, daß die grüne Schutzfärbung einer so großen Menge von Raupen auf modifizierte Pflanzenfarbstoffe (Chlorophyll, Blütenfarbstoffe) zurückzuführen ist, und wenn vielleicht auch gewisse Braunfärbungen in gleicher Weise zu deuten sind, so bleiben doch nicht minder zahlreiche andere Fälle übrig, wo eine derartige unmittelbare Bewirkung einer Anpassung an die Umgebung durch die Nahrung von vornherein ausgeschlossen erscheint. So ist es bekannt, daß die Raupen der Gattung *Catocala* (Ordensbänder) das grüne Laub verschiedener Waldbäume verzehren, allein nur bei Nacht; bei Tage sitzen sie in den Ritzen der Rinde am Stamme des Baumes und sind in der Färbung der eigentümlichen Glätte und dem Glanz der mattgrauen oder bräunlichen Haut, die noch dazu an einzelnen Stellen mit kleinen Höckern besetzt ist, so vortrefflich der Rinde angepaßt, daß auch bei Kenntnis dieser ihrer Gewohnheit nur ein scharfes Auge sie zu entdecken vermag (Weismann). Die auffallende Aehnlichkeit gewisser Spannerraupen mit Holzstückchen, welche noch durch die Gewohnheit unterstützt wird, sich bei Gefahr steif und bewegungslos zu machen, hat natürlich ebenfalls mit der Nahrung der Tiere nichts zu tun, sondern ist wie dort offenbar durch die Lebensgewohnheiten bedingt, d. h. als eine durch Naturzüchtung erworbene Anpassung an dieselben aufzufassen. Dabei können wir aber freilich vom physiologi-

schen Standpunkte aus nicht stehen bleiben, sondern müssen die Frage aufwerfen, wie führen eben jene Lebensgewohnheiten zur Entstehung geeigneter Abänderungen, welche nun ihrerseits der Zuchtwahl das geeignete Material liefern.

Daß hierbei der Einfluß der Nahrung selbst, wenn wir nur die Färbung in Betracht ziehen, eine verschwindende Rolle spielt, kann kaum zweifelhaft sein.

5. Einfluß des Lichtes und der Farbe der Umgebung auf Färbung und Zeichnung (Schutzfarben).

„The colours of many animals seem adapted to their purposes of concealing themselves either to avoid danger or to spring upon their prey“ (Erasmus Darwin, Zoonomia, 1794, Vol. 1, p. 509).

Die Probleme der Vererbung und der Varietätenbildung sind es in erster Linie, von denen die notwendige Weiterbildung und der eigentliche Ausbau der Entwicklungslehre zurzeit abhängt, deren Lösung sie erst zu einer den heutigen Anforderungen entsprechenden naturwissenschaftlichen Theorie machen wird. Der Selektion muß, soll sie wirken können, Material zur Verfügung stehen. Anpassungen können nicht aus dem Nichts entstehen, sondern nur aus etwas, was schon da ist; Selektion kann, wie auch Weismann sagt, nur unter Material walten, das schon einen gewissen Grad von denjenigen Eigenschaften besitzt, auf deren weitere Ausgestaltung und Steigerung sie sozusagen abzielt. Nach der Auffassung Darwins, der die Variationenbildung nicht weiter zu erklären versuchte, sondern mit ihr als einer gegebenen Tatsache rechnete, variieren die Organismen regellos nach den verschiedensten Richtungen hin, und die Zuchtwahl bedingt es, daß nur die am besten geeigneten Varietäten im Daseinskampfe erhalten bleiben. In dieser Form läßt sich die Lehre wohl kaum noch aufrecht halten, vielmehr sehen wir, daß sich die Variationenbildung einer Art stets innerhalb gewisser durch die ererbten Qualitäten vorgezeichneter Grenzen hält. Aber wie dem auch sein mag, die von Darwin gar nicht berührte Grundfrage nach der Ursache und dem Wesen der Variabilität steht heute im Vordergrunde des Interesses. Stellt man sich auf den Standpunkt Weismanns, der nur eine Variabilität des Keimplasmas kennt und dem Soma keinerlei Einfluß auf die in jenem enthaltenen „Anlagen“ zuerkennt, so wird damit meiner Ansicht nach ein völliger Verzicht auf eine physiologische Lösung des Problems ausgesprochen. und die Varietätenbildung ist und bleibt ein Mysterium. Ganz anders, wenn wir das Material für die Selektion (Naturauslese) in den unter dem Einfluß der Umwelt auf den individuellen Gesamtorganismus entstehenden erblichen Abänderungen erblicken dürfen, denn nun eröffnet sich der physiologischen Forschung ein unermeßlich weites Gebiet; wir dürfen dann, wie es ja eigentlich der Grundgedanke von Darwins Lehre ist, jedes organische Individuum als das Produkt seiner Umwelt auffassen, deren mannigfache Einwirkungen nicht nur die somatischen Eigentümlichkeiten beeinflussen, sondern im lebendigen Zusammenhang des Somas mit dem Keimplasma (Keimzellen) auch dieses letztere. Die Physiologie hat uns in der letzten Zeit eine

überwältigende Fülle von Tatsachen kennen gelehrt, welche beweisen, in wie außerordentlich innigem funktionellen Zusammenhang die heterogensten Organe und Gewebe des Körpers stehen, und wie beispielsweise gerade die Keimdrüsen durch innere Sekretion die merkwürdigsten Veränderungen des Körpers hervorbringen. Wäre es nicht geradezu wunderbar und unbegreiflich, wenn nicht auch umgekehrt eine Beeinflussung der Keimzellen durch das Soma möglich sein sollte? Leugnet man dies, wie es Weismann tut, so sind selbstverständlich alle in dieser Richtung bisher bekannt gewordenen Tatsachen — und ihre Zahl ist sehr groß — von verhältnismäßig geringem Interesse, denn als nicht vererbbar sind jene „somatischen“ Abänderungen dann für die „Artbildung“ von keiner Bedeutung, und das physiologische Experiment wird als im wesentlichen belanglos ausgeschaltet. Die Spuren dieser verhängnisvollen Folge der Weismannschen Lehre lassen sich in der einschlägigen Literatur ohne Schwierigkeit nachweisen.

Es ist ja selbstverständlich, daß, auch wenn wir die „Vererbung erworbener Eigenschaften“ anerkennen, der Rätsel noch genug übrig bleiben. Naturgemäß handelt es sich für das Experiment immer nur um die Erklärung des Entstehens neuer Formen innerhalb einer mehr oder weniger scharf umgrenzten kleinen Gruppe nahe verwandter Arten, deren Ausgestaltung durch die ererbten besonderen Eigenschaften des Keimplasmas sozusagen in den Grundlinien vorgezeichnet ist, so daß die Variationsmöglichkeiten von vornherein beschränkt sind. Nirgends prägt sich dies deutlicher aus, als bei der Färbung und Zeichnung der Insekten. Nehmen wir beispielsweise die Gruppe der Vanessen oder Papilioniden oder die Sphyngidenraupen, so ist ein gewisser durchgehender Zug der Form und Farbengebung (Musterung) in jeder solchen Gruppe gewiß nicht zu verkennen, auch wenn wir im einzelnen scheinbar sehr große Verschiedenheiten bemerken (z. B. *Van. urticae*, *Io*, *Atalanta*). Gerade hier aber haben die Temperaturexperimente uns Formen kennen gelehrt, welche den Grundcharakter der Zeichnung sehr deutlich hervortreten lassen (vgl. oben). Man wird also wohl kaum ernsthaft in Abrede stellen wollen, daß innerhalb solcher kleinerer Gruppen tatsächlich ein Grundplan der Zeichnung und Farbengebung herrscht, so daß künstlich erzeugte Abänderungen nur innerhalb dieses Rahmens sich bilden können. Es entstehen eben „Variationen eines Themas“. Mehr kann man aber füglich auch nicht erwarten. Die Umbildung geschieht nicht durch sozusagen regellose Veränderungen nach allen möglichen, sondern nur nach wenigen Richtungen hin, es handelt sich im Sinne Eimers ohne allen Zweifel um eine bestimmt gerichtete Entwicklung, und die Ursachen dafür liegen in erster Linie in der Wirkung der äußeren Einflüsse (Klima, Temperatur, Nahrung, Feuchtigkeit, Licht etc.) auf die Organismen, indem dieselben Veränderungen hervorbringen, die sich auf die Nachkommen vererben. Es ist selbstverständlich, daß es sich hier nicht durchweg um ein „organisches Wachsen“ im Sinne einer immer zunehmenden Vervollkommnung handeln kann, sondern oft führt es zu Vereinfachung oder Rückschlag (Atavismus), auch handelt es sich nicht um einen an sich völlig unbegreiflichen inneren Trieb zur Weiterentwicklung, sondern — und darin liegt meiner An-

sicht nach die Hauptbedeutung dieser Auffassung — um eine dem Experiment zugängliche Folge äußerer Einwirkungen, welche die ererbten Anlagen innerhalb gewisser, bei nahe verwandten Arten eng begrenzter Richtungen zu ändern vermögen. Von den sprunghaften Variationen (Mutationen), deren Bedeutung für die Ausbildung sicher sehr groß ist, ist zunächst ganz abzusehen, denn der physiologischen Forschung sind sie wenigstens vorläufig unzugänglich. Unter allen den äußeren Einflüssen (Reizen), welche erfahrungsgemäß Farbe und Zeichnung der Insekten zu ändern vermögen, spielt nächst der Temperatur wohl das Licht (Farbe der Umgebung) bei weitem die wichtigste Rolle. Die Tatsachen, um die es sich hier handelt, sind von so außerordentlichem Interesse, daß es überraschen muß, wie wenig sie in den hierzu in erster Linie berufenen Kreisen Aufmerksamkeit erregten, von Physiologen wurden sie meines Wissens bisher überhaupt nicht berücksichtigt.

a) Der Farbenwechsel der Schmetterlingspuppen.

Im Jahre 1867 machte Wood (414) der Entomologischen Gesellschaft in London Mitteilung über Experimente an Raupen und Puppen von *Pieris brassicae*, *rapae*, *Vanessa polychloros* und *Papilio Machaon*. Er ließ die Raupen der beiden erstgenannten Schmetterlinge sich in Behältern verpuppen, welche innen mit verschiedenen Farben ausgelegt waren, und erhielt Puppen, die dem Grunde, auf dem sie hingen, einigermaßen entsprechend gefärbt waren. In Schachteln, welche innen schwarz waren, wurden die Puppen dunkel, auf weißem Papier fast weiß. Ferner macht Wood darauf aufmerksam, daß solche Abänderungen auch in der freien Natur auftreten, an weißgetünchten Mauern finden sich sehr hell gefärbte Puppen, an geteerten Planken sehr dunkle. Eine Puppe von *Van. polychloros* nahm auf einem abgestorbenen Blatt die gleiche Farbe an, ein Exemplar an einer grau gefleckten Wand war scheckiggrau, an roten Ziegelsteinmauern rötlich. Er sprach auch die Vermutung aus, daß bei Vanessengruppen ein goldener Hintergrund die Puppe goldig machen würde, ohne jedoch den Versuch auszuführeu. R. Meldola (248) bestätigte die Angaben Woods in bezug auf *Pieris brassicae* und *rapae*, indem er anführt, daß auch nach seiner Beobachtung die Puppen an schwarzen Brettwänden im allgemeinen dunkler seien, als die an hellen Mauern hängenden. Meldola gebraucht hier für diese Erscheinung den Ausdruck „photographic sensitiveness“ und knüpft daran theoretische Betrachtungen, auf die noch zurückzukommen sein wird. Im Jahre 1874 legte Ch. Darwin (49) der Entomologischen Gesellschaft Beobachtungen einer Mrs. Barber vor, welche sie am Kap an *Papilio Niecus* gemacht hatte. Hierüber referiert Wallace (401, 402) folgendermaßen: „Die Raupe von *Pap. Nireus* lebt auf Orangenbäumen und auch auf einem Waldbaum (*Vepris lanceolata*), der hellere Blätter hat; die Farbe der Raupe stimmt nun mit der ihrer Nahrung; diejenigen Exemplare, welche auf Orangen leben, sind dunkler. Die Puppe hängt gewöhnlich an den blatttragenden Zweigen der Nährpflanze oder eines benachbarten Baumes, vermutlich aber auch manchmal an dickeren Aesten. Mrs. Barber fand nun, daß die Puppe die Farbe jedes beliebigen Gegenstandes, an dem sie saß, mehr oder weniger vollständig annahm, Eine Anzahl Raupen wurde in einen

größeren Behälter gebracht, von welchem eine Seite von einer roten Ziegelsteinmauer gebildet war, die anderen von hellgelbem Holze. Man fütterte sie mit Orangenblättern, und zugleich war ein Zweig einer *Banksia* in den Behälter getan. Ausgewachsen und mit Nahrung hinlänglich versehen, hängten sich einige an die Orangenbaumzweige, andere an die *Banksia*, und alle diese wurden zu grünen Puppen, aber doch mit entschiedener Annäherung an die Farbe der Zweige, die ersteren dunkelgrün, die letzteren mattgrün. Ein Exemplar heftete sich an die Bretterwand, und dessen Puppe wurde gelb; eine andere setzte sich gerade an die Stelle, wo Ziegelsteingemäuer und Bretterwand aneinander stießen, und dieses ward auf einer Seite rot, auf der anderen gelb.

Diese merkwürdigen Farbenabweichungen würde man vielleicht zu bezweifeln geneigt sein, hätte Wood nicht zuvor ähnliche beobachtet; nun aber bestätigen beide einander und zwingen uns, sie als wirklich anzuerkennen. „Es ist dies sozusagen eine Art Photographie der Natur; die farbigen Lichtstrahlen, welchen die eben gebildete Puppe in ihrem zarten, weichen, durchscheinenden Zustande ausgesetzt ist, bringen eine chemische Wirkung in den Säften hervor, welche später der erhärteten Chitinhülle den nämlichen Farbenton mitteilt. Auffallend ist immer, daß die Farbenskala, welche dabei der Puppe zu Gebote steht, immer auf die Farben der Gegenstände beschränkt erscheint, an welche sich wahrscheinlicherweise die Raupe anheften kann, denn als Mrs. Barber eines der Exemplare in ein rotes Tuch wickelte, trat keine Farbenänderung ein, die Puppe behielt ihre gewöhnliche grüne Farbe, und nur die roten Pünktchen, mit welchen sie besetzt ist, waren schöner als gewöhnlich." (Darwin-Wallace).

Zu diesen Beobachtungen der Miß Barber bemerkte Meldola ein Jahr später (1874): „die Wirkung des Lichtes auf die empfindliche Haut der Puppe hat keine Analogie mit irgendeinem bekannten photographisch-chemischen Prozeß. Keine bekannte Substanz nimmt dauernd die Farbe an, welche von der Umgebung auf sie reflektiert wird." Er scheint demnach seine Ansicht geändert zu haben, da er früher eine „photographic sensitiveness" annehmen zu dürfen glaubte. Die von Mrs. Barber beobachteten Erscheinungen an *Pap. Nireus* wurden etwas später an *Papilio Demoleus* von Roland Trimen geprüft und bestätigt (377). Hierauf untersuchte Fritz Müller (268) die dimorphen Puppen von *Papilio Polydamas* und stellte fest, daß dieselben die Fähigkeit der sogenannten Farbenphotographie nicht besaßen.

Mehr als 10 Jahre verflossen dann, ehe die erwähnten Tatsachen, die, so sollte man meinen, in gleicher Weise das Interesse der Biologen, wie der Physiologen und Physiker hätten erwecken müssen, wieder die Aufmerksamkeit auf sich zogen. Im Februar 1887 legte Lankester der Royal Society in London eine Arbeit Poultons (299, 300) vor, welche eine Menge neuer und überraschender Beobachtungen bringt. In der Einleitung macht Poulton darauf aufmerksam, daß ihn bei der Untersuchung der Gedanke geleitet habe, es könne hier nicht eine Farbenempfindlichkeit der frischen Puppenhaut vorliegen, da sonst diejenigen Puppen, welche in der Dunkelheit der Nacht die Raupenhaut abgestreift hätten, nicht akkommodationsfähig wären, und es sei daher das Problem physiologischer Natur und die Wirkung des

reflektierten Lichtes auf die letzte Zeit des Raupenstadiums zu verlegen. Er experimentierte hauptsächlich mit *Vanessa urticae*, dann aber auch mit *Van. Io, Pap. Machaon, Pieris brassicae* und *rapae*, sowie einigen Arten der Spannergattung *Zonosoma* (*Ephyra*).

Sechs erwachsene Raupen von *Van. Io* wurden in ein Glas gesetzt, das mit gelbgrünem Papier beklebt war, sie lieferten alle die seltenere gelbgrüne Varietät der Puppe, obwohl eine derselben als ganz frische Puppe gleich nach dem Abstreifen der Raupenhaut auf schwarze Unterlage ins Dunkle gebracht wurde. Nach HARWOODS Beobachtungen kommt im Freien diese grüne Form der Puppe auf der Unterseite von Nesselblättern vor, während die gewöhnliche dunkle Form sich an dunklen Gegenständen angeheftet findet. Das Hauptversuchsmaterial bildeten über 700 Exemplare von *Van. urticae.* Zuerst stellte POULTON folgende Stufen der Färbung fest:

1) Sehr dunkel, keine goldenen Flecke oder nur eine leise Spur.

2) Dunkel (normale Form), zuweilen etwas mehr goldig.

3) Licht (normale Form) in drei verschiedenen Abstufungen (relativ dunkel, Mittelstufe, licht).

in der Natur sehr selten	4) Sehr licht; oft mit viel Gold, zuweilen leicht rötlich. 5) Hellste Varietät (oft vollständig goldglänzend).

Als Hintergrund zur Verpuppung wurde gewählt: Grün, Schwarz, Weiß und Gold. Es ergab sich folgendes:

Hintergrund	1	2	3 dunkel	3 mittel	3 hell	4	5	
Grün	2	8	—	25	—			= 39 Exemplare
Schwarz	11	29	27	22	14	2	—	= 105 „
Weiss	—	7	21	37	44	25	11	= 145 „
Gold	—	1	2	7	16	27	14	= 67 „
								356 Exemplare

Orange hatte keinen Effekt, bei Grün neigte die Färbung der Puppen mehr zu Dunkel, was POULTON auf Rechnung der schwächeren Beleuchtung in den Gläsern setzte. Im übrigen ist der Effekt eklatant. Ferner ergab sich, daß Puppen, welche dicht beieinander lagen, unter sonst gleichen Verhältnissen, den einzeln hängenden gegenüber zum Dunkelwerden neigten. Nun suchte POULTON den Moment resp. die Zeitdauer festzustellen, wo sich die Empfindlichkeit für die Farbe der Umgebung zeigt (den „kritischen Punkt“). Er unterscheidet in der letzten Periode des Raupenlebens drei Stadien: I. Die Raupe verläßt die Futterpflanze und sucht sich einen Ort zur Verpuppung. II. Die Raupe sitzt bewegungslos, gewöhnlich in gekrümmter Haltung auf der zur Verpuppung auserkorenen Stelle. III. Sie hängt mit dem Kopf abwärts; dieses Stadium endet mit dem Abstreifen der Raupenhaut. Die Dauer des Stadiums I hängt natürlich von der Lokalität ab und ist in der Regel kurz. Stadium II dauert durchschnittlich 15 Stunden (bei *Van. Io* nur 4—6 Stunden), Stadium III etwa 17—18 Stunden (bei *Van. Io* 25—32 Stunden). In den meisten Fällen, meint POULTON, ist eine Raupe (*Van. urticae*)

wahrscheinlich sensitiv für die Farbe der Umgebung ca. 20 Stunden, welche den letzten 12 Stunden des Stadiums (III) vorhergehen, auch habe es den Anschein, daß Dunkelheit die Zeitdauer der beiden letzten Stadien verlängere.

Zur Ermittelung der Sensibilität in Stadium II stellte Poulton folgende Experimente an:

Hintergrund	1	2	3 dunkel	3 mittel	3 hell	4	5	Summe
1) Schwarz während der ganzen Zeit	—	1	—	5	—	1	—	= 7
2) Erst Schwarz; Stad. III Gold	—	—	—	1	5	3	—	= 9
3) Erst Gold; Stad. III schwarz	—	—	—	—	6	9	—	= 15
4) Von Anfang an goldiger Grund	—	—	—	—	5	7	8	= 20
								51

Daraus ergibt sich nun, daß die Raupen in beiden Stadien II und III sensitiv sind, in letzterem aber weniger, besonders wenn man berücksichtigt, daß eine Neigung zu helleren Formen entschieden vorherrscht. Vor allem aber ist damit endgültig festgestellt, daß nicht die Puppe, sondern schon die Raupe sensitiv ist. Dadurch, daß Poulton Raupen aus dunkler in helle Umgebung und umgekehrt versetzte, ein Versuch, den er als „transference experiment" bezeichnet, ergab sich, daß eine Veränderung der ersten Färbung im Sinne der Einwirkung der zweiten Umgebung bemerklich war, solange er innerhalb der kritischen Periode stattfand.

Auch Standfuss (358, 360) teilt einige interessante hierhergehörige Beobachtungen mit. Raupen von *Vanessa cardui*, welche sich bei 37 ° C in Puppen verwandelten, und von *Van. urticae*, die bei 40° C gehalten wurden, nahmen, dem Tageslicht voll ausgesetzt, in einem mit weißem Leinengewebe beiderseits bespannten Holzrahmen, an dem sie sich zur Verwandlung aufgehängt hatten, eine annähernd weiße Totalfärbung an. Eine solche Färbung kommt in der freien Natur wohl niemals vor. Dagegen behielten diese Arten, bei den gleichen Temperaturen an der Unterseite bunter Glasscheiben (blaßrot, gelb) hängend, nahezu ihre normale bunte Färbung bei. Ein merkwürdiges Beispiel von Anpassung an die Umgebung bietet auch die Puppe von *Apatura iris*, bei welcher durch die Färbung der Anschein blattähnlicher Flachheit hervorgebracht wird. Die grüne Puppe gleicht völlig einem Weidenblatt mit Mittel- und Seitenrippen. Auf der Rückenseite findet sich ein scharfer Grat, dessen Abfall nach beiden Seiten sonst notwendig den Eindruck des Körperlichen machen würde. Durch zunehmende Helligkeit nach der Seite hin wird jedoch der Einfluß des Schattens kompensiert und der Anschein der Flachheit erweckt. Der Grad der Helligkeit, durch zahlreiche weiße Punkte und eine feine Marmorierung bedingt, entspricht genau dem Winkel der Abdachung bzw. der Tiefe des Schattens (Poulton). Es ist, wie schon Weismann hervorhebt, sehr zu beachten, daß alle Puppen, welche in der Erde oder im Innern von Pflanzen verborgen ruhen oder durch dichte Gespinnste geschützt sind, völlige Konstanz der Färbung zeigen. „Variabilität in irgend höherem Betrage kommt nur bei

solchen Puppen vor, welche frei liegen oder frei aufgehängt sind (Tagfalterpuppen)."

Unabhängig von Poulton hat auf Anregung von W. White Griffiths (140) Versuche angestellt, über welche der erstere im März 1888 der Entomologischen Gesellschaft in London berichtete. Das Versuchsmaterial bestand aus 86 Raupen von *Pieris rapae*, die auf *Reseda* gezogen wurden und von denen 74 brauchbare Puppen lieferten. Die Gläser, in denen die Raupen zur Verpuppung kamen, waren ausgelegt mit schwarzem, rotem, gelbem, grünem und blauem Papier. Ueber die Länge des kritischen Stadiums vor der Verpuppung hat Griffiths keine Notizen gemacht. Die allgemeinen Resultate über Wirkungen der Farben bestätigen die Versuche Poultons, besonders ist dies mit Schwarz und Gelb, sowie mit Grün und Weiß der Fall. Der Effekt von gelbem Hintergrund, wobei grüne Puppen entstanden, ist besonders auffallend und bestätigt Poultons Vermutung, daß grüne Puppen im Freien durch die im Grün der Blätter enthaltenen gelben Strahlen zustande kommen.

Es reihen sich Versuche an, welche Petersen (281) ziemlich gleichzeitig mit Poulton angestellt hat, wiederum mit übereinstimmenden Ergebnissen. Als Versuchsobjekte dienten die Raupen von *Pieris brassicae* und *rapae*. „Da Raupen derselben Brut je nach der Behandlung völlig verschiedene Puppen lieferten, so konnte es sich mindestens nicht um innere Vorgänge handeln, sondern auch um äußere direkt wirkende Einflüsse, die sich zu einer bestimmten Zeit der Entwicklung geltend machen. Es galt nun zunächst, dieses Stadium der größten, vielleicht alleinigen Empfänglichkeit für den Lichteinfluß festzustellen. Die Verhältnisse bis kurz vor der Verpuppung (d. h. bis zu dem Zeitpunkt, wo die Raupe ausgewachsen ist) konnten nicht maßgebend sein, denn Raupen, welche bis zu dieser Zeit unter ganz gleichen Verhältnissen gehalten wurden, konnten später total verschiedene Puppen liefern, je nach der Behandlung im späteren Stadium. Andererseits erwies es sich als gleichgültig, ob die Raupen bis zur Zeit die Verpuppung in blauem, rotem, grünem, weißem Licht oder in Dunkelheit gehalten wurden, auf die Farbe der Puppe hatte dies keinen Einfluß, wenn die Raupen später, d. h. sobald sie zu fressen aufhörten und sich zur Verpuppung anschickten, unter ganz gleiche Verhältnisse gebracht wurden. Diese Versuche wurden mit sehr reichem Material angestellt und waren durchaus ausschlaggebend." Wie Poulton konnte nun auch Petersen feststellen, daß die „kritische Periode" der Lichtempfindlichkeit in das letzte Ende der Raupenzeit fällt. „Nach dem was von früheren Angaben über *Pieris rapae* und *Pap. Nireus* bekannt war (vgl. oben), lag es am nächsten, die Reaktionsfähigkeit in den Anfang des Puppenstadiums zu verlegen, die Zeit, wo nach dem Abstreifen der Raupenhaut die neugebildete Chitinhülle in der Konsolidierung begriffen ist. Bei der ganz frischen Puppe ist die Kutikularschicht zuerst klar und durchsichtig, und wenn auch eine Einlagerung der Pigmente von der Hypodermis her schon begonnen hat, so ist die endgültige Fixation derselben unter normalen Verhältnissen doch erst einige Stunden nach dem Abstreifen der Raupenhaut beendet. Unter solchen Umständen war die Vermutung wohl berechtigt, daß die Reaktionsfähigkeit auf äußere Farbenreize und daraus resultierende Anpassung an die Farbe

der Umgebung gerade der frischen Puppe eigen wäre. Es stellte sich nun aber beim weiteren Experimentieren heraus, daß (wie es auch Poulton gefunden hatte) diese Annahme ein entschiedener Irrtum wäre. Es gelang durchaus nicht, mit ganz frischen Puppen, die sofort nach dem Abstreifen der Raupenhaut oder beim Beginn desselben in verschiedenfarbige Behälter gebracht wurden, eine entsprechende Färbung der Puppen zu erzielen. Wenn auch in einzelnen Fällen die Schattierung der Puppe einigermaßen der Farbe der Umgebung zu entsprechen schien, so ergab die statistische Zusammenstellung aller Fälle doch nur einen minimalen Prozentsatz zugunsten einer Farbenanpassung in diesem Stadium, und auch in diesen wenigen Fällen war die Anpassung keine eklatante. Dagegen ließ sich diese Frage leicht und mit Sicherheit auf folgende Weise entscheiden. Als am besten reagierend hatten sich die Puppen resp. Raupen von *Pieris rapae* bewährt. Die exstremsten Färbungen der Puppen waren hier 1) ein sehr lebhaftes Grün mit sehr feinen und spärlichen schwarzen Punkten und Strichelchen; 2) ein fast reines Weiß mit wenig schwarzen Punkten und 3) eine durch viele und dichtstehende Punkte und Stricheln fast rauchbraun oder schwärzlich erscheinende Oberfläche. Raupen, welche sich auf schwarzem Grunde angesponnen hatten, lieferten, ganz kurz vor dem Abstreifen der Raupenhaut auf weißes oder grünen Papier oder grüne Kohlblätter gebracht, ausgesprochen dunkle Puppen, umgekehrt werden helle Puppen von solchen Raupen erhalten, die im entsprechenden Stadium von ihrem weißen Hintergrunde auf schwarzes Papier oder in vollständige Dunkelheit gebracht wurden. Somit konnte es keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die Empfänglichkeit für die Farbe der nächsten Umgebung noch in das Raupenstadium fiel, und zwar in die Periode vom Aufhören der Nahrungsaufnahme bis zum Abstreifen der Raupenhaut". Petersen glaubte mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen zu dürfen, daß die Zeit, wo die Raupe sich zur Verpuppung angesponnen hat, also eine Veränderung der Umgebung nicht mehr eintreten kann, das gesuchte Stadium der größten Reaktionsfähigkeit ist. „Daß es in einem genau fixierten Stadium der Entwicklung (kritisches Stadium) nur eines, durch äußere Momente bedingten, auslösenden Reizes bedarf, damit demselben entsprechend Reaktionen eintreten, welche zu einem Polymorphismus der betreffenden Art führen, scheint eine Tatsache von fundamentaler Bedeutung zu sein" (Petersen).

Wie schon erwähnt, hatte schon Griffiths bemerkt, daß gelbes Licht am meisten die Bildung dunklen Pigmentes verhindert und so bewirkt, daß die Cuticula durchscheinend bleibt, so daß die Puppe infolge der grünen Hypodermalpigmente grün erscheint. Lichtarten nach beiden Seiten des Spektrums vom Gelb aus bewirken eine stärkere Ablagerung dunklen Pigmentes in der Cuticula. Stellt man dies Verhalten in einer Kurve dar, so fällt dieselbe nach der Seite des Rot hin schneller ab als nach Violett. Es ist das zugleich die Helligkeitskurve des Spektrums. Der ausschlaggebende Einfluß des gelben Lichtes machte sich nun auch bei Versuchen bemerkbar, welche Petersen (l. c.) mit einem hellen, intensiv grünen Papier als Hintergrund anstellte. Er war überrascht, dabei keine einzige grüne Puppe zu erhalten (*Pieris brassicae*), während die im

Freien auf grünen Blättern gefundenen Puppen, sowohl von *P. brassicae* wie *rapae* ein leuchtendes Grün zeigten. Er unterwarf dann später das benützte grüne Papier einer spektroskopischen Untersuchung, und es zeigte sich, „daß dasselbe gar keine gelben Strahlen durchließ“. Das Grün der Blätter ist aber meist reich an gelben Strahlen, und diese müssen im gegebenen Falle wirksam gewesen sein. Zu gleichen Ergebnissen gelangte auch Poulton, indem er fand, daß Orange und gelbes Licht die Entwicklung des dunklen Pigmentes der Cuticula am wirksamsten beschränkten, so daß das grüne Pigment der Hypodermis zur vollen Wirkung kommt. Rot allein als Hintergrund erzeugt dunkle Puppen, tief rot gefärbtes Papier sogar die dunkelste Nuance. Um so auffallender ist es daher, daß durch rotes Glas und besonders rote Gelatine durchgehendes Licht (wobei auch reichlich orange und gelbe Strahlen wirken) helle grüne Puppen erzeugt werden. Rein blaues, blaugrünes oder grünes Licht bedingt als Untergrund dunkel gefärbte Puppen, während ein Grün, welches auch Gelb enthält, wie Gelb selbst, die Bildung des dunklen Pigmentes unterdrückt. Es erscheint hiernach fast selbstverständlich, daß auch weißes Licht grüne Puppen erzeugt. Immerhin erscheint es bemerkenswert, daß nach Petersen daß ein gelber oder orangener Hintergrund die Bildung dunklen Pigmentes in der Cuticula gänzlich verhindert, während ein rein weißer doch noch schwarze Fleckenzeichnung bedingt, wenngleich in geringerem Maße als bei typischen Stücken (*P. brassicae* und *rapae*). Ueber die spektrale Zusammensetzung des Lichtes, welches von den benützten farbigen Gründen reflektiert bzw. von den farbigen Schirmen durchgelassen wurde, macht Poulton (Entom. Soc., 1892) detaillierte Angaben.

Poulton hat auch noch genauer festzustellen versucht, welche Strahlen des Spektrums den dunklen Farbstoff der Haut am stärksten beeinträchtigen. Das Ergebnis hat er in einer Kurve veranschaulicht (Phil. Transact., Vol. 178, 1887, p. 431, Fig. 6), deren Abszissen die Wellenlänge, deren Ordinaten den geschätzten Betrag des dunklen Pigmentes in der Cuticula darstellen. Außer einem Maximum der Hemmung durch orange Beleuchtung mit Wellenlängen zwischen 570 und 650 $\mu\mu$ fand sich bei *Pieris rapae* noch ein zweites, jedoch weniger ausgeprägtes für hellgrüne Beleuchtung (510—584 $\mu\mu$). Es ist also besonders der gelbe Bestandteil des von grünen Blättern ausgesandten Lichtes, welcher in hohem Maße die Bildung des dunklen Pigmentes zu verhindern vermag. Bei aller Anerkennung der wichtigen Resultate der vorstehend referierten Untersuchungen, entsprechen dieselben doch keineswegs den Anforderungen, welche man vom Standpunkte der physiologischen Optik zu stellen berechtigt ist. Es fehlt vor allem eine genaue Berücksichtigung des Helligkeitswertes (d. h. der weißen Valenz) der angewendeten farbigen Lichter, so daß man über den Einfluß der Farbe als solcher zunächst im unklaren bleibt. Es muß auch hier eine Versuchstechnik angewendet werden, wie sie in neuerer Zeit C. Hess (vgl. dieses Handb., Bd. IV) bei seinen schönen Untersuchungen über den Farbensinn der Tiere ausgebildet hat. Man kann in dem bisher Geleisteten nur sozusagen den ersten Anfang wirklich exakter Versuche erblicken.

Wenn schon der Einfluß des Lichtes auf die Puppenfarbe das größte Interesse beansprucht, so gilt dies doch in noch höherem Grade von der Tatsache, daß es auch eine Farbenanpassung der Gespinste (Cocons) gibt, in welchen manche Puppen liegen. Die Raupe von *Platysamia cecropia* aus Nordamerika umgibt sich nach Petersen (l. c.), bevor sie ihren eigentlichen Cocon spinnt, mit einem weiten Außengespinst, und dieses ist der Umgebung in auffallender Weise angepaßt. Von 39 Raupen lieferten 5, die sich an der weißen Gaze des Raupenkäfigs angesponnen hatten, ganz weiße Gespinste, bei zweien, die sich am gelblichen Holz des Käfigs verpuppten, sind die Gespinste hellbräunlich, während bei dem Rest, der sich an den Zweigen der Futterpflanze und unter den vertrockneten Blättern am Boden des Behälters eingesponnen hatte, die Außengespinste braun, bei einigen sogar tiefbraun sind. Die Innencocons unterscheiden sich nur wenig und sind bei den Exemplaren mit dunklen Außengespinnsten nur sehr wenig dunkler tingiert. Ein ähnliches Verhalten, wenngleich in viel schwächerem Maße, zeigt sich bei den Gespinsten von *Antherea Pernyi.* An *Saturnia carpini* hatte schon früher Poulton beobachtet, daß die Raupen auf dunklem Grunde schwarze oder tiefbraune, auf hellem Grunde dagegen weiße Cocons spinnen. Ebenso fand H. Newman, daß die Puppenhüllen von *Eriogaster lanestris* auf weißem Papier hellfarbig, dagegen auf dürren Blättern braun sind (Proc. Entomol. Soc. London, 1887). Poulton berichtet ferner, daß eine Raupe von *Halias prasinana,* welche einen braunen Cocon auf einem dürren Eichenblatt zu spinnen begonnen hatte, auf weißes Papier übertragen, nach einigen Stunden der Ruhe einen weißen Cocon lieferte. Nach Petersen scheinen namentlich die Raupen der Saturniden die Fähigkeit zu besitzen, ihre Gespinste entsprechend der Umgebung anzufertigen. Er gibt auch weiter an, daß die *Cecropia*-Raupen oft die ganze weiße Gazewand des Raupenkäfigs mit einem feinen Seidengewebe bespinnen, welches aus feinen, rein weißen Fäden besteht, während schon die einzelnen Fäden, welche bei der Anlage eines Gespinstes zwischen den Zweigen der Futterpflanze gesponnen wurden, von vornherein deutlich braun waren. Der braune Farbstoff läßt sich schon durch kochendes Wasser leicht ausziehen und färbt dasselbe bräunlich. Dewitz (57d, 58) untersuchte die Einspinnung der Raupen von *Bombyx lanestris* und *Saturnia pyri.* Da im Zuchtkasten keine Erde vorhanden war, wollten sich die *Bombyx*-Raupen nicht verwandeln. Bei genauerem Nachsehen fanden sich aber am Boden und in Spalten des Käfigs, sowie besonders im Inneren des gemeinschaftlichen Nestes eine Anzahl von Cocons von weißer (graulicher oder gelblicher) Farbe. Die Raupen von *S. pyri*, welche in eine weiße, mit einem Stück weißen Papiers zugedeckte Schachtel gebracht worden waren, fertigten Cocons von weißlichgrauer Farbe, später wurde die Farbe hellbraun. Verson (394), welcher diese Angaben kritisierte, schreibt diese sekundäre Färbung der Cocons gewissen Auswurfsstoffen der Raupe zu, „so daß das noch feuchte Gewebe von ihnen durchtränkt und häufig sogar mit beigemischtem fremden Material zu einer festen Masse gleichsam verleimt wird“. Diese sehr naheliegende Deutung trifft aber sicher nicht in den oben erwähnten Fällen zu. Will man hier nicht annehmen, daß das Sekret der Spinndrüsen selbst lichtempfindlich ist, in dem Sinne, daß es in heller Umgebung hell bleibt, im

Dunklen oder bei schwacher Beleuchtung sich aber bräunt, dann bleibt nichts anderes übrig als anzunehmen, daß die verschiedene Belichtung der Tiere selbst in irgendeiner Weise sich an den Sericterien geltend macht und deren Absonderung beeinflußt. Jedenfalls bedarf der in theoretischer Hinsicht sehr interessante Gegenstand erneuter sorgfältiger Untersuchung.

b) Die Farben und Zeichnungen der Raupen.

Einer viel weiter gehenden Anpassung in Farbe und Zeichnung an die Umgebung als Puppen sind Schmetterlingsraupen fähig. Es wurden in vorhergehenden Abschnitten schon mehrfach Beispeile dafür erwähnt, (Eupithecien-Raupen), ja man kann sagen, daß eine eigentliche Farbenanpassung überhaupt nur bei Raupen vorkommt, während es sich bei den Puppen in der Regel nur um ein Mehr oder Weniger von dunklem Pigment in der Cuticula handelt. Seit jeher war es aufgefallen, daß sehr viele Raupen teils durch Gleichheit ihrer Farbe mit der ihrer Umgebung, welche sie schwer von derselben unterscheidbar macht, teils durch täuschende Aehnlichkeit mit ungenießbaren Dingen, Pflanzenteilen, Aestchen etc. vor ihren zahlreichen Feinden, zu denen in erster Linie Vögel zu rechnen, geschützt sind, und es galten diese oft eklatanten Fälle von „Schutzfärbungen" sozusagen als Schulbeispiele für das Walten der natürlichen Zuchtwahl. Die außerordentliche Aehnlichkeit, welche manche Spannerraupen mit Teilen ihrer Nährpflanze darbieten, wird nach Poulton (297, p. 31) am besten illustriert durch die Raupe von *Rumia crataegata*: bis in die kleinsten Details wird hier die Form und Farbe der Zweige des Hagedorns nachgeahmt.

„Die Zahl der Spannerraupen, welche Zweigen ihrer Nahrungspflanzen ähnlich sehen, ist Legion; man kann dies geradezu als Regel ansehen. Vor allem sind hier die rindenfarbigen, mit allerlei Hautauswüchsen, Höckern, Warzen und Spitzen besetzten Baumraupen der Gattungen *Eugonia*, *Selenia*, *Boarmia* etc. zu nennen. Die Aehnlichkeit paßt sich daher gerade der Nahrungspflanze an, welche die Raupe bewohnt. So gleicht die Raupe von *Eugonia erosaria* aufs täuschendste einem kleinen gelbbraunen, unebenen Eichenästchen; sie hat wie solche stärkere Höcker als alle übrigen. Die auf Birken und Erlen lebende *Eugonia alniaria* ist den Zweigen ihrer Nahrungspflanze entsprechend schlanker und glatter, ihre Höcker minder zahlreich und stark, die Farbe meist rotbraun, weißlich und grau gemischt. Ebenso ist die auf Buchen lebende Raupe von *Eugonia quercinaria* schlank und der *alniaria* ähnlich, doch lichter gefärbt, braun und grau gemischt mit minder starken Auswüchsen als *Erosaria*. Die *Quercinaria*-Raupe ist übrigens dimorph: neben der gewöhnlichen braunen, höckerigen kommt selten eine ganz oder fast ganz höckerlose Form vor, von Farbe einfach gelbgrün mit verloschenen gelben Längslinien, also den Blattstielen und jüngeren Zweigen der Buche angepaßt. So unähnlich diese beiden Raupenformen, so völlig gleich sind deren Schmetterlinge. Die drei *Selenia*-Arten (*tetralunaria*, *lunaria* und *illunaria*) sind nicht minder gute Kopien von kleinen Zweigen ihrer Nahrungspflanze und großem Wechsel unterworfen, da sie alle polyphag sind. Alle diese und alle rindenfarbigen, mit Auswüchsen besetzten Raupen überhaupt, leben ausschließlich auf Bäumen und Sträuchern und ruhen an deren Aesten und Stämmen, nur mit

den beiden Bauchfußpaaren angeklammert, den übrigen Körper steif und unbeweglich ausgestreckt und vom Zweige in einem solchen Winkel abstehend, wie ihn die kleinen Aestchen annehmen.“ (Speyer.)

Der merkwürdigen Farbenanpassung der meist auf Blüten lebenden Eupithecien-Raupen wurde schon früher gedacht, und es wird noch später auf dieselben zurückzukommen sein. Rühl (321) erwähnt, daß die Raupe von *Pamphila silvius* im Sommer entsprechend der grünen Farbe des Grases grün ist, während sie nach der Ueberwinterung die gelbe Farbe der abgestorbenen Grashalme zeigt.

Es wurde schon oben erwähnt, daß manche Sphingiden-Raupen zwar in den Jugendstadien grün sind, erwachsen aber in der Regel eine braune Färbung annehmen. So bleiben die Raupen von *Chaerocampa Elpenor* alle grün bis in das IV. Stadium, dann aber werden die meisten von ihnen dunkler oder heller braun, und nur sehr wenige behalten die grüne Färbung. (Ebenso *Ch. Porcellus* und *Pterogon oenotherae*.) In allen solchen Fällen ist nun nach Weismann die braune Färbung eine sympathische, und zwar eine Anpassung teils an das Braun des Bodens, teils an dürre Blätter und Stengel. „Sobald nämlich die Raupen eine bedeutendere Größe erreicht haben, halten sie sich am Tage versteckt. Die erwachsene Raupe von *Ch. Elpenor* sitzt bei Tage stets ganz unten an den dürren Aesten und welken Blättern der strauchartigen, vielästigen Nahrungspflanze (*Epilobium hirsutum*) und auch, wenn dieselbe an dem ganz niedrigen *Epil. parviflorum* lebt, verkriecht sie sich bei Tage in dem Blätter- und Stengelgewirr am Boden. Auch bei *Deilephila vespertilio* ist die jugendliche Raupe hellgrün und sitzt bei Tage wie bei Nacht an den Blättern des Krautes, von dem sie frißt. Sobald sie die dunkle Färbung bekommt (nach der dritten Häutung), ändert sie ihre Gewohnheit, verbirgt sich tagsüber am Grunde und frißt nur des Nachts“ (Weismann). „Es ist also wohl unzweifelhaft, daß die Aenderung der Färbung mit einer Aenderung der Lebensgewohnheiten einhergeht“ und kann es sich nur um die Frage handeln, welches das Primäre gewesen ist. Hier ist nach Weismann das Verhalten der Raupe von *Deilephila hippophaes* von besonderem Interesse. „Hier tritt überhaupt keine Umwandlung der Färbung mit dem Alter ein, sondern die Raupe behält das ganze Leben hindurch eine graugrüne Färbung, welche sehr genau der Farbe der Blätter des Sanddorns (*Hippophae rhamnoides*) entspricht, an welchem die Raupe lebt. Nichtsdestoweniger besitzt diese Art die Gewohnheit, sobald sie eine bedeutendere Größe erreicht hat, nur nachts zu fressen, bei Tage sich aber am Fuße ihres Wohnstrauches zu verbergen“ (Weismann).

Weismann zieht hieraus den Schluß, „daß die Gewohnheit dieser und anderer verwandten Raupen, sich bei Tage zu verbergen, angenommen wurde, als sie noch die Färbung der Blätter besaßen, und daß die Anpassung an die Farbe des Bodens oder dürren Laubes und trockener Strünke erst sekundär erfolgt ist“. Warum nun aber die betreffenden Raupen eine solche Gewohnheit überhaupt angenommen haben, ergibt sich aus einer näheren Betrachtung ihrer Lebensverhältnisse. Es ist bemerkenswert, daß keineswegs alle Arten der Gattung *Deilephila* die erwähnte Gewohnheit haben (z. B. *D. euphorbiae, Galii, Nicaea, Dahlii*), und daß sie andererseits auch bei

Arten anderer Gattungen vereinzelt vorkommt (so bei *Macroglossa stellatarum, Sphinx convolvuli, Acherontia Atropos*). Immer findet man sie aber verbunden mit dem Leben auf niedrigen Kräutern oder höchstens auf kleinblätterigen und blätterarmen Sträuchern (Sanddorn). WEISMANN leitet daher die Gewohnheit der erwachsenen Raupen, sich bei Tage zu verstecken, davon her, „daß die grüne Farbe sie nur so lange schützt, als sie klein sind, oder genauer, als ihre Größe die eines Blattes oder Stengelstückes der betreffenden Nährpflanze nicht erheblich überschreitet. Sobald sie bedeutend größer werden, müssen sie trotz ihrer sympathischen Färbung auffallen. So war es denn von Nutzen für sie, sich bei Tage zurückzuziehen und nur bei Nacht zu fressen und sie taten das und tun es noch, auch wenn die sekundäre Anpassung an die Farbe des Bodens etc. noch nicht eingetreten ist.“ (So die stets grün gefärbte Raupe von *D. hippophaes* und nicht minder die grüne Form der erwachsenen Raupen von *Sphinx convolvuli, Deil. Elpenor* und *Porcellus*.) „Andererseits läßt sich aus den Lebensverhältnissen der auf dichtbelaubten Bäumen oder Büschen lebenden Raupen sehr wohl verstehen, daß sie die Gewohnheit, bei Tage zu ruhen und vom Baume herabzusteigen, um sich zu verbergen, nicht angenommen haben; sie sind durch ihre grüne Färbung zwischen großen und zahlreichen Blättern ausreichend geschützt. Die grün und braun vorkommende Raupe von *Sphinx convolvuli* zeigt in Europa im erwachsenen Zustande häufiger braune Färbung, da, wie POULTON bemerkt, die Nährpflanze (*Convolvulus arvensis*) niedrig und schmalblätterig und daher wenig geeignet ist, eine grüne Raupe zu schützen, die daher besser Erdfarbe annimmt. Auf den Canarischen Inseln, wo dieselbe Raupe gewisse breitblätterige *Convolvulus*-Arten bewohnt, prävaliert dagegen die grüne Varietät. WARNECKE beobachtete, daß die Raupe von *Apatura iris*, wenn sie beim Ueberwintern sich in Ritzen oder Vertiefungen am Fuße eines Baumstammes schmiegt, entsprechend der Umgebung graue bis dunkelbraune Färbung annimmt.

Nach WEISMANN läßt sich bei allen tagsüber ruhenden Sphingidenraupen die Tendenz erkennen, die grüne Farbe abzulegen und eine düstere dafür anzunehmen, „nur daß dieser Prozeß der Verdrängung des Grün bei der einen Art weiter fortgeschritten ist als bei der anderen“. „Beginnend mit dem Auftreten einzelner dunklerer Individuen, führte er zuerst zu großer Variabilität der Färbung (so bei *Macroglossa stellatarum*, wo alle Nuancen zwischen Hellgrün und Dunkelschwarzbraun auftreten); durch Seltnerwerden der Zwischenformen kommt es dann zu Polymorphismus und durch gänzliches Ausfallen derselben zu Dimorphismus (*Sph. convolvuli, Chaerocampa Elpenor, Ch. Porcellus* etc.). Indem nun die neue Farbe immer mehr über die alte den Sieg errang, verdrängte sie dieselbe bis zum völligen Schwinden, und die zuerst variablen, dann polymorphen, zuletzt dimorphen Raupen der Art kehrten so wieder zurück zum Monomorphismus“ (WEISMANN). Es beruht daher der Di- oder Polymorphismus der Sphingidenraupen nicht auf einer gleichzeitigen doppelten Anpassung, sondern auf der Verdrängung einer alten Farbenanpassung durch eine neue bessere, so-

mit auf einer sukzessiven doppelten Anpassung (Weismann).

In einer sehr revolutionären Abhandlung „Ueber die Farbe und den Polymorphismus der Sphingidenraupen“ (288) bekämpft Piepers jede selektionistische Deutung der Farben, sowie auch deren mimetische Bedeutung. Er sammelte in Niederländisch-Ostindien, wo er 28 Jahre lebte, eine Menge Beobachtungen (an 130 der genannten Raupen), ich kann aber nicht sagen, daß mir die Schlußfolgerungen, zu denen er gelangt, überzeugend erscheinen. Vieles davon halte ich direkt für unbegründet. Als Grundfarben dieser Raupen gibt er Gelb und Grün in allerlei Nuancen an, von Gelblichweiß bis Hellgelb, Gelb, Ockerfarbig, Orange und Rot oder Grasgrün, Weißlichgrün, Graugrün, Olivengrün, Dunkelgrün. Ebenso findet sich Braun in allen möglichen Abstufungen bis zu Schwarz. In früher Jugend sind alle entweder grün oder gelb. Wenn später Farbenänderungen eintreten, so geschieht dies (das Dunkeln) in zweierlei Weise: 1) Das Gelb oder Gelbgrün wird dunkler und rötlicher, woraus Orange, bisweilen auch Lehmgelb entsteht; das Rot nimmt dann manchmal zu, es wird mehr gesättigt und dunkler (Braunrot), um schließlich einem Dunkelbraun Platz zu machen, das zuweilen sich zu Schwarz vertieft. 2) Auch das Grün wird dunkler und bräunlicher (manchmal noch grünlichbraun) und endlich geht es ebenfalls in Schwarz über. „Von solchen Arten, wo die Evolution am weitesten vorgerückt ist, trifft man im ausgewachsenen Zustande nur schwarze Raupen an, von solchen, wo sie etwas weniger fortgeschritten ist, neben den schwarzen auch noch andere, welche die Uebergangsfarben Braun, Rot, Isabellafarbe oder sogar auch das ältere Grün oder Gelb zeigen. Bei denen, wo sie noch etwas verzögert ist, besteht noch kein Schwarz, sondern im ausgewachsenen Zustande trägt ein Teil der Raupen die eine oder andere von diesen Uebergangsfarben, während die übrigen noch grün oder gelb sind. Die am weitesten zurückgebliebenen Raupen endlich sind noch allein grün oder gelb.“ Piepers ist daher der Meinung, daß, wenn der Zeitpunkt heranbrechen wird, wo die „Evolution“, die „den Charakter einer langsamen Umwandlung trägt, welche infolge eines uralten erblichen Dranges stets in einer bestimmten Richtung fortschreitet“, ganz geendigt sein wird, Schwarz allein nur noch die Grundfarbe aller Sphingidenraupen bilden wird, und zwar in allen Stadien ihrer Entwicklung. Er verwirft auf Grund dieser Vorstellung durchaus die Farbenanpassung der Raupen an die Umgebung (Schutzfarbe) und spricht sich gegen die Selektionslehre aus. Wie wenig fest begründet seine theoretischen Erwägungen sind, geht am besten daraus hervor, daß er in einer 1 Jahr später erschienenen Arbeit über „die Farbenevolution bei den Pieriden“ (289) unter Hinweis darauf, daß seine frühere Meinung „auf weniger vollständigen Wahrnehmungen aufgebaut war“, nunmehr zu dem Schluß gelangt, daß „nicht Schwarz, sondern Weiß das Endziel“ der Farbenentwicklung sei.

Man sieht, daß Weismann auch schon in bezug auf die Grundfarbe der Raupen durchaus auf dem Standpunkt steht, dieselbe nicht als eine direkte Folge der äußeren Lebensbedingungen, sondern als Resultat eines Naturzüchtungsprozesses auf Grund einer nicht weiter erklärten Variabilität aufzufassen, ein Standpunkt, gegen den sich, wie noch zu zeigen sein wird, die gewichtigsten Bedenken geltend

machen lassen. Wenn man zugibt, daß in zahlreichen Fällen die grüne Schutzfärbung der Raupen eine unmittelbare Folge der durch die Pflanzennahrung bedingten Grünfärbung der Körpersäfte ist, welche durch die an sich farblosen oder schwach gelblichen Körperdecken durchschimmert, wenn vielleicht auch gewisse Eupithecien-Raupen ihre Färbung den aufgenommenen Blütenfarbstoffen verdanken und wenn man ferner berücksichtigt, daß Raupen der verschiedensten Schmetterlingsarten kurz vor der Verpuppung für Lichtreize höchst empfindlich werden und so die Farbe oder wenigstens Helligkeit der daraus hervorgehenden Puppen maßgebend beeinflussen, so erscheint es meiner Meinung nach mehr als wahrscheinlich, daß auch die Farbe der Raupenhaut selbst vom Lichte der Umgebung direkt beeinflußt wird. Leider liegen zurzeit nur ganz wenige Untersuchungen in dieser Richtung vor, aber die Resultate derselben sprechen, wie wir sehen werden, durchaus zugunsten einer solchen Auffassung. Es genügt eben nicht, bloß die „Lebensgewohnheiten“ in der freien Natur zu beobachten, sondern die Entscheidung kann hier nur durch das physiologische Experiment geliefert werden. Was die Beobachtung der freilebenden Tiere lehrt, ist immer nur das Resultat einer ganzen Menge äußerer Einflüsse (Reize), welchen dieselben gleichzeitig ausgesetzt sind, und nur der Versuch kann uns lehren, deren Teilwirkungen auseinanderzuhalten und in ihrer Bedeutung für den Gesamtorganismus näher festzustellen.

Wie ich glaube, daß die Raupengrundfarbe durch direkte Bewirkung (Nahrung, Licht u. a.) zustande kommt, so möchte ich es auch nicht für ausgeschlossen halten, die mannigfachen Zeichnungen (Streifung etc.) in analoger Weise zu deuten, wenn auch die Selektion hier gewiß eine sehr wichtige Rolle spielt. Keinesfalls aber darf man vergessen, daß die notwendigen ersten Anfänge doch wohl nur als durch den Einfluß der Umwelt physiologisch entstanden zu denken sind.

Weismann hat in seiner meisterhaften Untersuchung über die Entstehung und biologische Bedeutung der Zeichnung der Sphingiden-Raupen die Gesichtspunkte dargelegt, von denen aus die hier in Betracht kommenden Probleme und Fragen nach seiner Meinung zu behandeln sind. „Wir finden bei den Sphingidenraupen 4 Hauptformen der Zeichnung: 1) gänzliche Abwesenheit jeder Zeichnung, 2) Längsstreifen, 3) Schrägstreifen, 4) Augenflecken und Ringflecken einzeln, paarweise oder in ganzen Reihen geordnet. Gänzliche Abwesenheit der Zeichnung findet sich bei Schmetterlingsraupen nur selten; so bei den weißlich oder gelblich gefärbten im Innern von Zweigen und Stengeln lebenden Raupen der Gattungen *Sesia*, *Trochilia*, *Sicapteron*, *Bembecia*, ferner bei unterirdisch in Wurzeln oder in Früchten lebenden Raupen (*Hepialus humuli*, *Tortrix Arbutana* und *Pomonana*), sowie bei denen den kleinsten Microlepidopteren. Endlich fehlt eine Zeichnung in vielen Fällen unmittelbar nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei (alle Sphingiden). Außerordentlich häufig findet sich als Zeichnung eine Längsstreifung (sowohl bei Tagschmetterlingen wie bei Sphingiden, Spinnern, Eulen und Kleinschmetterlingen); im einfachsten Falle als eine zwischen der Mitte des Rückens und den Stigmen verlaufenden Linie (Subdorsalstreif Weismann), zu der sich dann eine Rückenlinie sowie über oder unter den Stigmen verlau-

fende Streifen gesellen (Supra- und Infra-Stigmalinie). Bei den Geometriden-Raupen, bei welchen infolge ihrer Gewohnheit, bei nahender Gefahr sich aufzurichten und geradezustrecken, auch die Bauchseite sichtbar wird, erscheint auch diese oft durch Längsstreifen ausgezeichnet. Da sämtliche Linien sich außerdem noch verdoppeln können, so steigt bei reichster Ausbildung der Streifung die Zahl der Längslinien auf 28 (Schröder, l. c.). Weismann sieht den Nutzen dieser Zeichnung darin, „daß Streifen, welche der Länge nach über die Raupe hinlaufen, dieselbe im allgemeinen weniger auffallend machen“. Für alle größeren Raupen „muß es entschieden vorteilhaft sein, wenn sie streifig werden, denn die Streifen teilen gewissermaßen den großen Raupenkörper in mehrere Längsstücke, sie lassen ihn nicht mehr als Einheit erscheinen und bewirken so noch besser als die bloße sympathische Färbung, daß der Blick darüber weggeleitet. Dies wird um so mehr der Fall sein, wenn die Streifen in ihrer Farbe und Dicke Teile der Pflanzen nachahmen, z. B. die Licht- oder Schattenstreifen, welche durch Kanten des Stengels hervorgerufen werden oder durch lange und scharfe Blattränder“ (Weismann). In der Tat findet sich Längsstreifung hauptsächlich bei Raupen, welche an längsgestreiften Pflanzen leben, d. h. an Pflanzen mit dünnen, zahlreichen nebeneinander aufsprossenden Stengeln, grasartigen oder nadelförmigen Blättern. (So fast alle Raupen aus der Familie der Satyriden, die Gattungen *Melanargia, Erebia, Satyrus, Epinephele, Coenonympha,* sämtlich auf Gräsern lebend.) Interessant ist, daß, wie W. bemerkt, auch hier wie bei den Sphingiden einige Arten braun sind, d. h. dem Erdboden angepaßt, während die meisten grün, also dem frischen Grase angepaßt sind. Ganz wie dort verbergen sich die braunen Arten bei Tage am Boden, und ganz wie dort haben auch einige der größeren grünen Arten bereits dieselbe Gewohnheit angenommen (Weismann). Gelegentlich wird Längsstreifung zu einer förmlichen Nachahmung bestimmter Pflanzenteile verwendet, so bei *Fidonia spartiaria,* einem auf Ginster lebenden Spanner; die Längsstreifung dieser Raupe ahmt täuschend die feinen Kanten des Stengels dieser Pflanze nach.

Aus der einfachen geradlinigen Längszeichnung, die als ursprünglichste Form anzusehen ist, entwickelt sich nun zunächst sehr häufig eine unterbrochene Längs- oder Fleckenzeichnung, wie es namentlich Schröder an Eupithecien-Raupen beobachtet hat. Es läßt sich hier im Sinne Weismanns sehr deutlich eine Entwicklung vom Einfachen zum Zusammengesetzten erkennen, eine Gesetzmäßigkeit, innerhalb deren Grenzen eine gewisse individuelle Variation möglich bleibt. Ungleiche Stärke und Breite, Unterbrechung, Divergenz, sekundäre Pigmentierung sind es, durch welche die ursprüngliche Längszeichnung zur Fleckung und in höchster Ausbildung zur Querzeichnung wird. Diese Ansicht wurde schon von Weismann und Eimer vertreten. Schließlich kann Querzeichnung wieder zu vollständiger Einfarbigkeit führen, die also in diesem Falle auf die Zeichnung zurückzuführen ist und durch Verdrängung der Grundfarbe entsteht. Das gleiche Resultat kann aber auch durch nachträgliches Dunkeln der (meist bräunlichen) Grundfarbe bis zum Zeichnungstone entstehen. Petersen fand die seinerzeit von Weismann aufgestellte Regel: „Neue Zeichnungscharaktere

erscheinen zuerst im letzten Stadium der Ontogenie und rücken dann allmählich in frühere Stadien zurück und verdrängen so die älteren Charaktere bis zum völligen Verschwinden", durchaus bestätigt. „Im allgemeinen bestand die Zeichnung des ersten Stadiums, wenn eine solche überhaupt schon ausgebildet war, nur aus wenigen, meist schwachen Längslinien, neben welchen nach der nächsten, selten noch einer Häutung neue Streifen entstehen können. In dem vorletzten Stadium pflegte die Zeichnung bereits völlig angelegt zu sein und gewann in manchen Fällen durch die letzte Häutung nur noch an Schärfe. Die höchste Stufe der Entwicklung erreichte sie bei allen Arten im letzten Stadium, so daß die Annahme, neue Charaktere würden stets im letzten Stadium gebildet, anscheinend fest begründet erscheint" (PETERSEN).

In vielen Fällen zeigen Sphingiden-Raupen eine sehr auffallende Schrägstreifung, die durch grelle Farben nur um so mehr hervorsticht, so daß es auf den ersten Blick kaum denkbar erscheint, daß es sich hier um eine schützende Zeichnung handeln könnte. So ist die Raupe von *S. ligustri* mit lila-weißen, die von *S. tiliae* und *drupiferarum* mit weiß-schwarz-roten Schrägstreifen versehen, bei *Macrosila rustica* sind die Schrägstreifen schwarz und grün gesäumt, bei *Acherontia atropos* sogar blau. „Man könnte", wie WEISMANN bemerkt, „fast an der sympathischen Bedeutung der grünen Grundfarbe Zweifel bekommen, wenn man auf ihr bunte Striche angebracht findet, die — man sollte denken — die gute Wirkung der Grundfarbe wieder aufheben und das Tier höchst auffallend machen. Und doch ist dem entschieden nicht so, sondern die Schrägstreifen haben eine ganz ähnliche Bedeutung wie die oben betrachteten Längslinien. Die Striche dienen dazu, die Raupe schwer erkennbar zu machen, indem sie dieselbe — soweit möglich — einem Blatte ähnlich machen; sie sind die Nachahmungen der Seitenrippen eines Blattes" (WEISMANN). Bei einfach weißer oder grünlichweißer Schrägstreifung ist die Richtigkeit dieser Auffassung leicht zu konstatieren, und ist z. B. die große Raupe von *Smer. ocellata* an Weiden nicht nur deshalb so schwer zu bemerken, weil ihre grüne Grundfarbe der der Unterseite der Blätter entspricht, sondern nicht minder, „weil ihr großer Körper nicht eine ununterbrochene grüne Fläche darstellt, die sofort von den Blättern abstechen und das ruhende Auge auf sich lenken würde, sondern weil dieselbe durch schräge parallele Striche ganz ähnlich eingeteilt wird, wie ein Weidenblatt" (WEISMANN). Dementsprechend findet sich Schrägstreifung „immer nur bei solchen Raupen, die auf Blättern mit Seitenrippen leben, nie bei solchen, welche auf Gräsern oder auf Nadelhölzern leben. So bei allen *Smerinthus*-Arten und den *Sphingini*. Bei den letzteren macht nur die Gattung *Anceryx* eine Ausnahme, deren Raupen auf Nadelhölzern leben. Dieselben sind trotz der Aehnlichkeit der Schmetterlinge mit *Sphinx*-Arten ganz von den Raupen dieser verschieden. Ihre Grundfarbe ist braun und grün gemischt ohne jede Andeutung von Schrägstrichen, mit einer aus vielen gebrochenen Linien gebildeten Gitterzeichnung, welche sie äußerst wirksam in dem Nadelgewirr und auf der braunen Rinde der Coniferen verbirgt" (WEISMANN).

Außer bei Sphingiden kommt Schrägstreifung noch bei einigen Tagfaltern (*Apatura Iris, Ilia* und *Clytia*) vor, deren Raupen ebenfalls auf Waldbäumen (Zitterpappel, Salweide) leben und schon in ihrem Grün vortrefflich den Blättern angepaßt erscheinen. Weismann führt dann noch die Raupen einiger Spinner (*Aglia tau* und *Endromis versicolora*) als schräggestreift an, die auch auf Bäumen leben.

Auf Grund der bloßen Besichtigung eines Tieres können wir kaum je entscheiden, ob seine Farben schützender Natur sind oder nicht. „Niemand würde", wie Wallace bemerkt, „glauben, daß die ausgesucht schöne Raupe des Nachtpfauenauges, deren Grün mit blaßroten Sternen besprenkelt ist, sich einer schützenden Färbung erfreute; aber wenn dieselbe vom Heidekraut sich nährt, harmoniert ihre Farbe so genau mit dem Laube und den Blumen, daß das Tier beinahe nicht zu sehen ist".

Eine sehr weitgehende Anpassung zeigt nach Weismann auch die kleine Raupe von *Eriopus Pteridis* (Noctuine); sie besitzt dasselbe Grün wie ihre Nährpflanze (*Pteris aquilina*) und „ahmt durch doppelt gerichtete weiße Schräglinien, welche in spitzem Winkel sich auf jedem Segmente kreuzen, die Sporenlinien des Farnkrautes so gut nach, daß man sie nur sehr schwer gewahr wird". Aber auch die oft vorhandenen bunten Farbensäume der Schrägstreifen der Sphingiden ist Weismann geneigt als besondere Anpassungserscheinungen zu betrachten. „Der Farbensaum erhöht die Täuschung, er stellt den Schlagschatten vor, welchen die Blattrippe auf der unteren Seite des Blattes wirft, und alle solche Raupen sitzen in der Ruhe nie auf der oberen Seite des Blattes, immer auf der unteren." „Die Farbensäume bilden eine wirksamere Unterbrechung der großen grünen Fläche des Raupenkörpers, als es weißliche Striche allein zu tun imstande wären." „Wenn man freilich solche Raupen in die Sonne und an einen kahlen Stengel setzt, sind sie sehr auffallend, allein die Tiere sitzen eben niemals derart, sondern stets im tiefen Blätterschatten, und dort ist es, wo die Farbensäume ihre eigentliche Wirkung tun" (Weismann). In gleichem Sinne äußert sich auch Poulton über die biologische Bedeutung der Schrägstreifung der Raupe des Ligusterschwärmers (Wallace, Darwinismus, p. 309, Anmerkung). Sehr treffend bemerkt Weismann, „daß die Farbensäume der Sphingiden so betrachtet werden müssen, wie einzelne Pinselstriche eines großen Meisters in dem Gesicht eines menschlichen Portraits. Ganz in der Nähe betrachtet, sieht man da rote, blaue, ja selbst grüne Flecken und Striche; alle diese in der Nähe auffallenden Farben verschwinden aber, sobald man zurücktritt, sie bringen dann nur noch die Gesamtwirkung eines mit Worten nicht genau zu bezeichnenden Farbentones hervor (Weismann)". So zeigt sich denn auch, daß die mit den grellsten Farbensäumen versehenen Raupen bei Tage sich in der Erde verbergen und nur in der Abend- und Morgendämmerung (resp. bei Nacht) an ihrer Nährpflanze sich aufhalten, d. h. bei einer so schwachen Beleuchtung, daß schwächere Farben überhaupt gar keine Wirkung mehr machen würden, das grelle Blau von *Acherontia Atropos* aber gerade eben noch den Eindruck eines Schlagschattens ohne entschiedene Färbung machen wird (Weismann). Einen sehr merkwürdigen Fall grellfarbiger und

an sich höchst auffallender Zeichnung, die doch als eine verbergende und schützende bezeichnet werden muß, führt WEISMANN die Raupe von *Deilephila Hippophaës* an (WEISMANN, Studien zur Descendenztheorie II, 1, p. 108—110). Weiter hierhergehörige Beispiele interessanter Farbenanpassungen bei Raupen teilt WALLACE mit (WALLACE, Darwinismus, p. 311—314).

Unter dem Einfluß einer notwendig gegen die allzu einseitig angewendete Selektionstheorie, namentlich in der Form, die sie durch WEISMANN erhielt, einsetzenden Reaktion ist man, glaube ich, wieder nach der Gegenseite hin weit über das Ziel hinausgegangen und hat in dem Bestreben, alle Wandlungen des Organismus im strengen Sinn des Wortes mechanisch, also physiologisch zu begreifen, selbst die augenfälligsten Beispiele einer Naturzüchtung, wie sie uns in so zahlreichen Fällen gerade bei Insekten begegnen, nicht hinreichend in ihrer Bedeutung gewürdigt. Für jeden, der sich gewöhnt hat, Tiere in der freien Natur zu beobachten, kann das biologische Prinzip der Schutzfärbung wohl kaum ernstlich in Frage kommen, selbst wenn man die typischen Fälle von Mimicry gar nicht heranzieht. Wenn aber z. B. PÜTTER (312) meint, daß die Kritik, welche FUCHS (102) neuerdings an der „alten Theorie der Schutzfärbung übt, wohl der vollen Zustimmung aller derer gewiß sein wird, die auf Grund der Untersuchungen von C. v. HESS zu der Ueberzeugung gekommen sind, daß allen Wirbellosen und unter den Wirbeltieren den Fischen die Fähigkeit fehlt, getönte Farben zu rezipieren", so glaube ich nicht, daß er auf allseitige Zustimmung wird rechnen dürfen. Ich stimme FUCHS durchaus bei, wenn er dem dunklen Pigment und speziell den schwarzen Pigmentzellen der Wirbeltiere neben ihrer Bedeutung für die jeweilige Farbengebung auch noch eine andere (thermische) Funktion zuschreibt, aber ich halte es andererseits auch für eine nicht zu bezweifelnde Tatsache, daß es im ursprünglichen Sinne des Wortes Schutzfärbungen gibt, eine Ansicht, die sich auf eine, man kann sagen, überwältigende Fülle von Tatsachen stützt. Wenn von Gegnern der Lehre von der „Schutzfärbung" die Rede ist, darf auch CHR. SCHRÖDER nicht unerwähnt bleiben, der, früher selbst ein Anhänger der „völlig unerwiesenen und vielumstrittenen Hypothese der Schutz- (und Schreck-)Färbung", eine Theorie zu entwickeln versuchte, die, von sehr beachtenswerten Tatsachen und Erwägungen ausgehend, doch nach meiner Ueberzeugung nicht einmal für die Insekten als genügende Erklärung gelten kann. Mit experimentellen Untersuchungen über die biologische Bedeutung der Grundfarben und Zeichnung bei Raupen beschäftigt, gelangte er zu der Ansicht, daß alle sympathischen Färbungen lediglich der „Wärmebindung" dienen. „Eine sympathisch gefärbte Raupe nimmt im besonderen die von der gleichfarbigen Unterlage reflektierten Strahlen auf, die eben die Färbung der Unterlage bedingen. Wer weiß, wie schnell beispielsweise Rhopaloceren (Tagfalter) an Ruheorte flüchten, sobald eine Wolke die Sonne verhüllt, wird die sympathische Färbung der Imagines gleichermaßen erklären müssen. An die atmosphärische Luft geben die Sonnenstrahlen nur wenig Wärme ab, sie erwärmen vielmehr den Erdboden, der seinerseits wieder Wärme ausstrahlt. Diese Wärme wird von den sympathischen Färbungen absorbiert, während der Träger ruht. Die durch Bestrahlung und die mechanische Arbeit des Fluges erzeugte höhere Erwärmung bedingt eine lebhaftere Re-

flexion durch dem Anfang des Spektrums angehörende ‚bunte‘ Farben. Diese Momente fehlen bei der Ruhe, während welcher deshalb eine vermehrte Absorption unerläßlich ist.“ Für die Raupe von *Demas coryli* hat schon DANILOW (47a) angegeben, daß sie Ende des Sommers, wenn es noch warme Tage gibt, sich zwischen Blättern verbirgt und weiß gefärbt erscheint. Bei ungenügender Belichtung und Wärme, wie im Herbst, oder im Zimmer, nimmt sie aber dunklere Färbung an, „welche die Wärme absorbiert“. Ich will gern zugeben, daß die ja meist dunklen und düsteren Schutzfärbungen, wie wir sie so ausgeprägt gerade an der in der Ruhe nach außen gekehrten Unterseite der Flügel bei so vielen oben glänzend und bunt gefärbten Tagfaltern finden, auch der Wärmeabsorption dienen. Man wird auch vielleicht die dunkle Färbung so vieler alpiner Käferformen vom biologischen Standpunkt aus ähnlich beurteilen dürfen, aber daß damit alle Einzelheiten der Schutzfärbungen erklärt und die Annahme solcher ganz überflüssig geworden wäre, vermag ich nicht einzusehen. Wie steht es nun aber mit der Ansicht, daß Schutzfärbungen bei mangelndem Farbensinn unmöglich wären. „Die erste notwendige Voraussetzung der Möglichkeit einer Schutzfärbung ist, wie FUCHS bemerkt, ein Farbensinn der Tiere, d. h. daß die Tiere die Farben als Farben, also entsprechend den Wellenlängen sehen und nicht nur Intensitäten der Energie, d. h. Helligkeiten unterscheiden. Denn es ist klar, daß, wenn die Tiere farbenblind wären, dann von einer Farbenanpassung oder Schutzfärbung nicht gesprochen werden könnte, zum mindesten wären dann alle Farben überflüssig, da Helligkeitsunterschiede genau den gleichen Wert hätten, so daß eine Farbenanpassung durch Selektion niemals hätte gezüchtet werden können.“ FUCHS übersieht dabei nur, daß, wenn ein Tier mit seiner Umgebung in der Farbe derart übereinstimmt, daß ihm die letztere Farbenschutz gewährt, Grundfarbe und Schutzfarbe selbstverständlich auch bezüglich der Helligkeitswerte möglichst vollkommen übereinstimmen müssen. Eine grüne oder braune Raupe, welche uns oder einem mit normalem Farbensinn begabten Wirbeltier geschützt erscheint, würde in gleichem auch für einen total farbenblinden Organismus geschützt erscheinen. Freilich würde dies für einen solchen auch dann der Fall sein, wenn die Raupe statt Grün oder Braun irgendeine andere Farbe von gleichem Helligkeitswert oder ein entsprechendes farbloses Grau angenommen hätte. Wenn es aber trotzdem zu einer Schutzfärbung und nicht bloß zu einer Helligkeitsanpassung gekommen ist, so liegt dies, wenn wir total farbenblinde Feinde voraussetzen wollen, hauptsächlich daran, daß es sich ja nicht um ein regelloses Variieren nach den verschiedensten Richtungen handelt, sondern um Abänderungen in einer ganz bestimmten Richtung, welche vielfach, wie wir gleich sehen werden, durch direkte Beziehungen des abändernden Organismus zu seiner Umwelt bedingt erscheint (direkte Anpassung). Es zeigt sich also, daß, auch wenn die HESSsche Lehre für die Wirbellosen durchweg zu Recht bestünde, damit noch keineswegs Schutzfärbungen bei diesen ausgeschlossen sein würden. Vielmehr würden sie ganz ebenso und in ganz gleicher Weise sich haben entwickeln können.

Es darf meiner Ansicht nach nicht vergessen werden, daß die Selektion nichts mit dem Zustandekommen zweckmäßiger Anpassung zu tun hat, sondern daß sie nur mit bereits zustande

gekommenen zweckmäßigen Abänderungen rechnen kann. Ich stimme FUCHS (l. c.) vollkommen zu, wenn er sagt, „daß die Ueberzeugungskraft der DARWINschen Selektionslehre so groß war, daß man fast ganz vergaß, sich nach den Fundamenten dieses Auswahlprinzipes umzusehen und mit diesem Zaubermittel (der ‚Allmacht der Naturzüchtung') alle Probleme der Tierfärbung zu lösen hoffte oder schon gelöst zu haben glaubte. Dabei erging es den Naturforschern ähnlich wie den Faustdeutern, von denen GOETHE in seinen Gesprächen mit ECKERMANN sagte: ‚Legt ihr nicht aus, so legt ihr unter'." Die heutige Naturforschung kann sich nicht damit begnügen, schützende Form- und Farbenähnlichkeiten einfach zu beschreiben und als das Ergebnis natürlicher Zuchtwahl hinzustellen, auch kann es nicht befriedigen, wenn die Ursachen der Veränderungen, welche das Material für die Auslese bilden, ins „Keimplasma" zurückverlegt wurden, indem man das Selektionsprinzip auf das Determinantensystem des Keimplasmas (Germinalselektion) überträgt, wie man etwa den Ursprung des Lebens auf ferne Gestirne beziehen wollte, sondern Aufgabe der Forschung muß es sein, das Zustandekommen derjenigen somatischen Veränderungen (des Gesamtorganismus) physiologisch festzustellen, auf welche die Selektion wirken kann. Von Anpassung an die Umwelt zu sprechen, hat, wie ich meine, nur dann Sinn, wenn man einen Einfluß auf den individuellen Organismus gelten läßt, wie dieser auch immer geartet sein mag. WEISMANN ist freilich der Meinung, daß, „sobald ein Charakter mit Sicherheit sich als Anpassung herausstellt, keine andere Erklärung für seine Entstehung möglich sei, als die durch Naturzüchtung". Speziell Bezug nehmend auf das Verhalten der Sphingiden-Raupen, fügt er hinzu, daß, wenn nicht nur im allgemeinen die Raupen häufig sympathische (Schutz-)Färbungen besitzen, sondern diese Färbungen sogar während des Lebenslaufes ein und derselben Art je nach den äußeren Umständen wechseln können, dies gewiß eine sehr hohe Vorstellung von der Macht erzeugen müsse, welche Naturzüchtung auf diese Formengruppe ausübt". Wie sollte aber diese Macht anders wirken, als daß sie unter dem Einfluß der Umwelt erworbene vererbbare Charaktere weiter züchtet und vervollkommnet. Die Antwort, welche WEISMANN auf diese Frage gibt, kann vom physiologischen Standpunkte aus heute nicht mehr befriedigen. Er macht u. a. auf die außerordentlich große Menge grüngefärbter Raupen aufmerksam, ja man kann, wie er sagt, behaupten, „daß alle Raupen, welche nicht anderweitige Schutz- oder Trutzfarben besitzen, sympathisch gefärbt sind". Nun ist es aber experimentell festgestellt, daß diese grüne Grundfarbe in sehr vielen (vielleicht in allen) Fällen durch die grüne Pflanzennahrung bedingt, also direkt bewirkt ist. Dazu kommt noch der Einfluß des grünen (gelbgrünen) Lichtes, der ebenfalls durch POULTONS Versuche zweifellos feststeht. Nun bin ich ja weit entfernt, leugnen zu wollen, daß mit dieser auf rein physiologischem Wege zustande gekommenen Grundfärbung (im Verein mit der ebenfalls vom Lichte abhängigen Entwicklung dunklen Pigmentes in der Cuticula) die Naturzüchtung weiter arbeitet und schließlich zu so erstaunlichen Anpassungen führt, wie wir sie so häufig bewundern. Aber die prinzipielle Tatsache des direkten Einflusses der Umwelt auf die Entstehung selektionsfähiger Formen und der Vererbung so erworbener Merkmale scheint mir bei

aller Unvollkommenheit der bisher vorliegenden Versuche doch schon unzweifelhaft erwiesen.

Wenn ich nach diesen Bemerkungen dazu schreite, das Wenige mitzuteilen, was bisher experimentell über Schutzfärbungen von Schmetterlings raupen durch direkte Anpassung von Farbe und Helligkeit der Umgebung bekannt geworden ist, so kann die Dürftigkeit der Ergebnisse kaum überraschen, wenn man berücksichtigt, daß die physiologische Forschung bisher diese Probleme, die sicher zu den wichtigsten gehören, welche die Naturwissenschaft bietet, als ganz außerhalb ihres Bereiches gelegen zu betrachten pflegte. Sieht man ab von gelegentlichen Bemerkungen von Entomologen, so sind es eigentlich nur die Untersuchungen von Poulton (l. c.) und Schröder (l. c.), welche hier in Betracht kommen. Der erstere brachte je eine junge Raupe von *Catocala elocata* (21—23 mm) in einen dunklen und in einen grün beleuchteten Behälter. Nach 11 Tagen war die Verschiedenheit der Färbung in bezug auf Helligkeit sehr deutlich ausgeprägt und erreichte schließlich bei den erwachsenen Raupen einen sehr bedeutenden Grad. In ähnlicher Weise reagierten Raupen von *Ennomos angularia*, *Selenia lunaria*, *Melanippe montanaria*, *Boarmia roboraria*, *Crocallis elinguaria*, *Hemerophylla abruptaria*. Während es sich aber in diesen Fällen nur um ein helleres oder dunkleres Braun handelte, wurden die jungen Raupen von *Rumia crataegata* auf Blättern und jungen Schößlingen vom Hagedorn nach 3—4 Wochen grün, in dunkler Umgebung jedoch, besonders auf dunklen Zweigen braun. Ebenso verhielten sich die Raupen von *Amphidasis betularia*. In rein grüner Umgebung wurden alle Individuen ohne Ausnahme grün, während schon die Anwesenheit dunkler Zweige zwischen grünen Blättern genügte, um eine Braunfärbung oder die Entstehung von Zwischenformen zu bedingen. Einen sehr auffallenden Einfluß übte das Vorhandensein einiger weißer Papierwickel zwischen den grünen Blättern aus, indem dann die jungen Raupen auf grüner oder hellbräunlicher Grundfarbe weiß punktiert erschienen (nach etwa 4 Wochen). In der Entomolog. Zeitschr. (Guben) vom 1. April 1894 führt E. Fischer folgendes an: „Ein Weibchen von *Amphidasis betularia* hatte Eier auf eine Schlingrose mit hellgrünen und auf einen hart daneben stehenden Granatbaum mit aschgrauen Zweigen gelegt; die daraus hervorgegangenen Raupen färbten sich auf ersteren grün, auf letzteren grau."

Da sich herausgestellt hatte, daß sich die Raupen von *Amphidasis betularia* weitaus am besten zu derartigen Versuchen eignen, so untersuchte Poulton (1892) den Einfluß verschiedenfarbiger Umgebung auf die Raupenfarbe an einer großen Zahl von Individuen, die alle aus Eiern aufgezogen waren. Die jungen Räupchen wurden in entsprechenden Glasgefäßen gehalten, in denen sich nebst der in allen Versuchen gleichartigen Nahrung (Blätter von *Populus nigra* von möglichst gleichartiger Beschaffenheit) entweder Zweige von verschiedener Farbe, und zwar teils natürliche, teils künstlich gefärbte von rauher oder glatter Oberfläche, teils Papierwickel von verschiedener Farbe oder endlich nur grüne Blätter und grüne Schößlinge befanden. Es zeigte sich, daß eine vollkommene Anpassung der Raupenfarbe an die Farbe der Zweige stattfand, die in dem Behälter vorhanden waren. Schwarze Zweige erzeugten schwarze, dunkel- oder hellbraune aber auch

entsprechend gefärbte Raupen. Auch bei schwachem künstlichen Licht machte sich die aufhellende Wirkung einer rein grünen Umgebung und die verdunkelnde bei Anwesenheit von dunklen Zweigen deutlich bemerkbar. In dauernder Dunkelheit war dagegen jeder Unterschied geschwunden, und es entstanden nur braune Raupen. Einen sehr ausgeprägten Einfluß hatte, wie in früheren Versuchen, das Vorhandensein weißer Papierwickel zwischen den Blättern der Nährpflanze, indem die Raupen immer stark weißlich sowohl bei brauner wie grüner Grundfarbe erschienen. Bei Anwendung blauer Papierwickel neigten die Raupen dazu, eine dunkelbraune Farbe anzunehmen, während Orange typisch grüne Raupen erzeugte. Es scheint somit auch hier (wie bei den Puppen) weniger auf die Farbe selbst anzukommen als auf die Helligkeit des Lichtes. Am wirksamsten erwiesen sich die Strahlen in der Umgebung der D-Linie des Spektrums. Man kann die Sache vielleicht auch so ausdrücken, daß man sagt, die wirksamen Strahlen größter Helligkeit verhindern am meisten die Bildung der dunklen Cuticularfarbstoffe (Melanine?), und es tritt demgemäß die wohl in der Hauptsache auf die Pflanzennahrung zu beziehende grüne Grundfarbe um so mehr in den Vordergrund, je mehr jene Strahlen ausgeschlossen werden.

Sieht man von den weißlichen Formen der genannten Raupenart ab, so kommen alle anderen grünen und braunen auch in der Natur vor. Stets macht sich hier eine außerordentlich feine Anpassung an die unmittelbare Umgebung bemerkbar. St. Wilson fand, wie Poulton (l. c. p. 360) berichtet, daß solche Raupen an mit Flechten bedeckten Zweigen so vollkommen gleich gefärbt waren, daß erst die ausschlüpfenden Schmetterlinge von der Identität überzeugten, wenn man so will, ein Fall von Mimicry durch direkte Bewirkung.

Nicht in jedem beliebigen Stadium erweisen sich die Raupen farben- oder richtiger helligkeitsempfindlich, sondern nur während einer bestimmten Phase der Entwicklung. Nach Poulton scheint im 2. und 3. Stadium des Larvenlebens die Empfindlichkeit besonders groß zu sein.

Man sieht leicht, daß die an sich ja sehr interessanten Versuche Poultons in methodischer Hinsicht doch manches zu wünschen übrig lassen und der Erweiterung dringend bedürftig sind. Die Methoden, wie sie v. Hess für ähnliche Untersuchungen neuerdings in so mustergültiger Weise entwickelt hat, zeichnen hier den zu beschreitenden Weg ohne weiteres vor.

Es wäre von größtem Interesse, in dieser Richtung Versuche an jenen Sphingiden-Raupen anzustellen, welche, wie Weismann gezeigt hat, dimorph oder polymorph sind, d. h. bald grüne, bald braune Grundfarbe in ganz bestimmten Alterszuständen zeigen, was er, wie schon erwähnt, durch „Verdrängung einer alten Farbenanpassung (grün) durch eine neue, bessere (braun)“ zu erklären geneigt ist. „Die erwachsenen Raupen von *Deilephila Elpenor* sind nicht deshalb teils braun, teils grün, weil sich ein Teil von ihnen den Blättern, ein anderer Teil dem Boden angepaßt hat, sondern deshalb, weil die altererbte grüne Färbung noch nicht vollständig durch die neuerworbene braune beseitigt und verdrängt ist, weil einzelne Individuen die alte Fär-

bung noch beibehalten." „Die Raupe von *Sphinx convolvuli* ist im erwachsenen Zustande grün, wie die Blätter der Ackerwinde, von der sie lebt, oder braun, wie der Ackerboden, auf dem diese wuchert, sie zeigt also eine zweifache Anpassung, von denen jede imstande ist, sie bis zu einem gewissen Grade zu schützen, und man könnte glauben, in gleichem Grade. Dem ist aber nicht so, die braune Färbung bildet einen wirksameren Schutz als die grüne, wie wir aus zwei Tatsachen schließen dürfen: 1) sind die vier Jugendstadien der Raupe grün und sie wird erst im letzten Stadium braun, falls sie nicht auch dann noch grün bleibt (im Original nicht gesperrt). Dies deutet darauf hin, daß das Braun eine relativ moderne Anpassung ist, und diese hätte nicht entstehen können, wenn sie nicht besser wäre, als das ursprüngliche Grün (? B.). 2) aber sind heute schon die grünen Raupen des Windenschwärmers weit seltener als die braunen; letztere überleben also häufiger im Kampfe ums Dasein. Wir haben hier den interessanten Fall eines noch andauernden leicht erkennbaren Selektionsprozesses zwischen der alten grünen und der neuen braunen Varietät."

Nachdem nun aber experimentell festgestellt ist, daß es eine ganze Menge Raupen gibt, welche je nach Umständen, d. h. je nach der Farbe resp. Helligkeit der Umgebung oder des Untergrundes bald grün, bald braun, und zwar in den verschiedensten Abstufungen erscheinen können, indem sich ihre Haut während einer bestimmten Zeit (kritische Periode) lichtempfindlich erweist, kann meines Erachtens die Auffassung Weismanns als widerlegt gelten. Denn es wäre doch höchst wunderbar, wenn bei den einen Raupen der Dimorphismus durch Naturzüchtung auf Grund zufälliger Variationen, bei den anderen aber in ganz gleicher Weise durch direkte Farbenanpassung entstanden sein sollte. Es ist, wenigstens soweit ich habe sehen können, bis jetzt nicht festgestellt, ob bei den in Frage kommenden Sphingiden-Raupen die spätere Braunfärbung unterbleibt, wenn sie dauernd im Lichten, und namentlich in grüner (grüngelber) Umgebung zu verweilen gezwungen werden oder ob die Bräunung in dem der betreffenden Art entsprechenden Entwicklungsstadium unter allen Umständen erfolgt. Das würde dann nichts anderes bedeuten, als daß die ursprünglich an den Lichtreiz geknüpfte somatische Veränderung erblich wurde, während dies bei anderen Raupenarten nicht der Fall ist, die deshalb in ihrer Farbe individuell von der Umgebung abhängig sind.

Während Poulton hauptsächlich die Abhängigkeit der Grundfarbe von der der Umgebung untersuchte, war Schröders Bestreben darauf gerichtet, das Variieren der Zeichnung als von Lichteinflüssen abhängig zu erweisen. Auch sein Verfahren ist methodisch sehr unvollkommen, und wenn trotzdem positive Ergebnisse erzielt wurden, so kann man wohl annehmen, daß unter günstigeren Bedingungen die Erfolge noch wesentlich bessere sein werden. Schon Weismann hat in seiner berühmten Raupenarbeit (410) die Frage aufgeworfen: „Ist die Raupenzeichnung (speziell bei den Sphingiden) ein ursprünglich rein morphologischer Charakter, hervorgerufen durch rein innere Ursachen, durch eine phyletische Lebenskraft, oder ist sie lediglich die Reaktion des Organismus auf äußere Einflüsse?" Er gelangt zu dem Resultat, „daß jedes der bei

Sphingiden-Raupen vorkommenden Zeichnungselemente ursprünglich eine bestimmte biologische Bedeutung hatte, daß es durch Naturzüchtung hervorgerufen worden ist". Daß Naturzüchtung gerade die Raupenzeichnung maßgebend beeinflußt hat, wird man füglich nicht leugnen können, ob sie sie aber hervorgerufen hat, darüber sind wohl ernste Zweifel berechtigt, und gerade um diese Frage handelt es sich hier.

Wenn Weismann in einer späteren, außerordentlich interessanten und geistvollen Abhandlung (409) in bezug auf die Variabilität der Raupenzeichnungen sagt, „daß die Tatsachen unzweifelhaft auf eine völlige Abhängigkeit der Umgestaltungen von äußeren Lebensbedingungen hindeuten", so könnte man meinen, daß er völlig auf dem hier vertretenen Standpunkt steht. Die große Verschiedenheit der Lebensbedingungen erklärt ihm die große Variabilität gerade der Raupen. Schon der Umstand, daß nächstverwandte Arten auf eine andere Nahrungspflanze angewiesen sind, kann, wie er sagt (l. c. p. 156), sowohl direkt Abänderungen hervorrufen als indirekt. „Die Raupe kann sympathische Färbungen und nachahmende Zeichnungen annehmen und diese müssen je nach Farbe und Bau der Nahrungspflanze andere sein, sie kann aber auch auffallende Färbungen als ‚Widrigkeitszeichen' anzunehmen streben, falls sie nämlich für die wesentlichsten Raupenfeinde ungenießbar ist, und dann wird wiederum der Grund und Boden, auf dem sie lebt, bestimmend auf die zu wählende (sit venia verbo!) Kontrastfarbe etc. wirken." Gerade diese letztere Wendung zeigt ganz klar, daß Weismann, wenn er auch direkte Abänderungen nicht ganz läugnet, dennoch das Schwergewicht auf die Naturzüchtung als bewirkende Ursache der Veränderungen legt. In diesem Sinne ist daher auch wohl der später folgende Satz zu verstehen, „daß Abänderungen in Färbung und Zeichnung bei Raupen, Puppen und Schmetterlingen nur auf Anstoß von außen erfolgen."

Es kann nun gar nicht die Rede davon sein, heute auch nur in einem einzigen Falle die Zeichnungselemente einer Raupe in dem Sinne als direkt bewirkt zu erklären, wie es bezüglich der Grundfarbe wenigstens in gewissen Fällen möglich ist, immerhin ist es nicht ohne Interesse, zu sehen, daß, wenn auch nicht die Form (der Grundtypus), so doch die Farbe (Deutlichkeit) der Zeichnung unter Umständen von der Belichtung abhängig ist. Beispiele liefern Schröders Untersuchungen der Eupithecien-Raupen.

Da durch eine ganze Reihe von Erfahrungen festgestellt schien, daß eine Einwirkung der Farbe der Umgebung auf die Farbe der Raupe selbst nur während der jüngsten Stadien wesentlichen Erfolg hat, so wie die Farbe der Puppen im einzelnen Falle nur durch Bestrahlung der Raupen im letzten Stadium verändert werden kann, wurden bei Schröders Versuchen alle Raupen bereits vom Ei ab den Strahlen derjenigen Farbe ausgesetzt, deren Wirkung geprüft werden sollte. Da nach Poulton reflektiertes farbiges Licht sich wirksamer erweist als durchgelassenes, so wurde nur solches benützt. Die Raupen kamen in Behälter, welche mit farbigem Papier ausgelegt waren (Schröder, l. c. p. 35 und Fig. 37—39). Es wurde Sorge getragen, daß Licht in möglichster Stärke einfallen konnte, da die Intensität der Einwirkung proportional mit diesem Faktor wächst.

Nicht alle Eupithecien-Raupen besitzen den gleichen Grad von Empfindlichkeit gegen Lichtreflexe und mimetische Farbenanpassung. Ganz besonders ausgezeichnet in dieser Beziehung erwies sich *E. satyrata* (Grundfarbe variiert zwischen Weiß, Gelblichweiß, Gelblichgrün, Grün, Rötlichweiß, Hochrot) und vor allem *E. innotata* (und var. *fraxinata*). Eine frisch ausgeschlüpfte Raupe von *E. innotata* ist gelblichgrün abgetönt und entbehrt jeglicher Zeichnung. Bei den Versuchen variierte die Grundfarbe zwischen Hellgrün und Braunrot (in braunem oder schwarzem Behälter); in grüner Umgebung, gefüttert mit Schlehen blieben die Raupen grün, in weißer Papierhülse wurden sie ebenfalls weiß, wobei die ganze Zeichnung, bis auf schwache, dorsal angedeutete Winkelschatten verschwand. In allen Fällen zeigte sich, daß die Grundfarbe bei einer unvergleichlich höheren Zahl von Arten oder mit anderen Worten verhältnismäßig leichter der einwirkenden Farbe entsprechend variiert, als die Zeichnung, so sehr, daß diese letztere Variabilität bisher fast ganz unbeachtet blieb. Es wird daher häufig bei veränderter Grundfarbe die Zeichnung durchaus normal erscheinen; eine Erhellung der ersteren, die meist in der Annahme eines gelblichgrünen Tones besteht, wird also dann ein schärferes Hervortreten der Zeichnung zur Folge haben, eine Dunkelung jener bis zu Braunrot oder Schwarz dagegen muß die Zeichnung unklarer erscheinen lassen, so daß sie im äußersten Falle nicht mehr zu unterscheiden sein wird und die Raupe das Aussehen einer einfarbigen besitzt. Seltener variiert die Zeichnungsfarbe ebenfalls; sie wird also gleichzeitig mit der Grundfarbe einen helleren oder dunkleren Ton, doch meist in geringerer Intensität annehmen. Sehr häufig beschränkt sich die Veränderung bei unveränderter Erhaltung der typischen Zeichnung auf eine Verschmälerung oder Verbreiterung ihrer Elemente. In zahlreichen Fällen kommt es schließlich auch zu einer Aenderung in der Anlage der Zeichnung. Die Versuche Schröders lassen keinen Zweifel darüber, daß die Variabilität sowohl der Grundfarbe, wie der Zeichnung im wesentlichen nur von der Beleuchtung der Umgebung abhängt, „denn die Raupen desselben Geleges, welche durchaus unter denselben Bedingungen des Futters, der Feuchtigkeit usw. gezogen waren, vermochten dennoch unter den verschiedenen Behältern eine Variation der Zeichnung in wesentlich bestimmter Richtung zu zeigen, eine Beobachtung, deren Grund nur in der einzigen ungleichen Lebensbedingung, nämlich der Farbe der Umgebung, gemacht werden kann“. Schröder betrachtet daher die Farbe „als das allein Wirkende“ und stellt alle anderen Einflüsse in Abrede. Demgemäß polemisiert er mit Speyer, der in seinen „Bemerkungen über den Einfluß des Nahrungswechsels auf morphologischen Veränderungen“ (Stettiner Entomol. Ztg. 1883) auf den Einfluß des Nahrungswechsels hinweist, und gegen O. Habich, in dessen Arbeit „Ueber den Einfluß des Futters auf die Färbung und Zeichnung der Raupen des Genus *Eupithecia*“ (Stett. Entom. Ztg. 1894) die Wirkung des frischen (feuchten) und trockenen Futters auf die Raupen erörtert wird. Nach Schröder wird die Farbe der Raupen nur deshalb umgewandelt, weil ja das vertrocknete Futter auch eine andere Farbe annimmt. In bezug auf die Frage, inwiefern die Variation der Zeichnung von der Art der Beleuchtung abhängt, scheinen die Versuche von

Schröder folgendes zu ergeben. In dunkler Umgebung (Violett, Braun und Schwarz) verdunkelt sich auch die Zeichnung ziemlich rasch, in völliger Dunkelheit oft so stark, daß sie nicht mehr erkennbar ist. Daß bei manchen im Dunkeln lebenden Raupen die Zeichnung erhalten bleibt, obschon ihr hier eine biologische Bedeutung naturgemäß nicht zukommt — ein Beispiel bietet *Eupithecia abietaria,* welche sich in Chermes-Gallen an Koniferen einbohrt — sucht Schröder dadurch zu erklären, daß sie sich diese Lebensweise erst in jüngster Zeit angeeignet hat. Im Gegensatz zu Schwarz und Braun ruft Weiß und Gelb (besonders auch Silber und Gold), schwächer Grün, eine teilweise außerordentlich starke Erhellung und Verschmälerung der Zeichnungselelemente hervor, während Hellblau gar nicht, Violett und Rot kaum eine Wirkung ausüben. Vergleicht man diese Ergebnisse mit den Resultaten der zahlreichen Versuche Poultons über die Abhängigkeit der Grundfarbe der Raupen von derjenigen der Umgebung, so ist die Aehnlichkeit zwischen ihnen sehr auffallend. Immer erweisen sich die hellsten Farben am meisten wirksam. „Die Erhellung und Verschmälerung der Zeichnung bis zum Verschwinden ganzer Teile derselben, die Annahme phyletisch älterer Zeichnungsformen, entspricht vollständig den helleren Tönen der Grundfarbe, wie umgekehrt eine Verdunklung und Verbreiterung ihrer Teile und das Auftreten phyletisch jüngerer Zeichnungsformen den dunkleren Tönen derselben entspricht“ (Schröder). Sehr interessante Beobachtungen über Farbenanpassung von Eupithecien-Raupen verdanken wir auch Dietze (59a). „Aus einem *absinthiata*-Gelege wurden die Raupen milchweiß an den Blüten von *Achillea millefolium* — grün auf *Artemisia vulgaris* — rosa auf *Eupatorium cannabinum* und *Callima vulgaris.* Dabei wurden die Raupen in einem weißgetünchten Zimmer auf Blumensträußen nebeneinander erzogen. — Also individuelle Anpassung, wobei das Licht wohl eine wichtige Rolle spielt. Andererseits bekamen die Raupen eines Geleges von *helveticaria* aus Zermatt, die teilweise unter völligem Anschluß des Lichtes, zum Teil im Freien erzogen wurden, sämtlich ein reiches schwärzliches Ornament. Hingegen blieben zu gleicher Zeit und unter denselben beiden verschiedenen Bedingungen auferzogene Raupen der *helveticaria var. arcenthata* von Darmstadt alle langstreifig grün: Mithin Vererbung verschiedener Färbungstypen nach der Herkunft von verschiedenen Oertlichkeiten. Besonders wurde verfolgt eine in großem Maßstabe an ihren natürlichen Fundorten eintretende Umfärbung von ganzen Massen der *innotata*-Raupe (September—Oktober 1912) bei Jugenheim an der Bergstraße. Durch Kälte und Frostnächte färbten sich die *Artemisia campestris*-Büsche zu Violettrot bis fast Schwarzrot um. Es gab dann bald nur noch wenige Raupen mit grünen Beimischungen und es stellte sich bald heraus, daß die Umfärbung der Raupen Hand in Hand mit der Umfärbung der Futterpflanzen vor sich gegangen war (zit. nach Standfuss).

c) Theorien der Farbenänderung bei Raupen und Puppen.

Es war im vorhergehenden oft von Farbenanpassung die Rede; überblickt man aber die betreffenden Erfahrungen, soweit es sich um Raupen und Puppen von Schmetterlingen handelt, so sieht

man sofort, daß, abgesehen von blütenbewohnenden Raupen (Eupithecien) und solchen, die durch sogenannte Trutz-(Schreck-)Farben ausgezeichnet erscheinen, die Skala der in Betracht kommenden Farbentöne sich im allgemeinen nur zwischen Schwarz und Weiß durch Grün und Braun hindurch erstreckt. Die wichtigste, am meisten verbreitete Anpassungsfarbe einer pflanzenbewohnenden Raupe ist Grün, einer Puppe Braun. Beide Farben können sich nun in der mannigfachsten Weise kombinieren. In den bei weitem meisten experimentell untersuchten Fällen handelt es sich bei der Farbenanpassung einer Raupe oder einer Puppe entweder um das Bestehenbleiben des Grün oder um eine Verhüllung der typischen grünen Grundfarbe, die als durch die Nahrung bedingt gegeben ist, durch Schwarz, Braun oder durch Weiß, eventuell um eine Beimischung von Gelb. Das Wesentliche des Vorganges liegt also nicht sowohl in einer Farben- als vielmehr in einer Helligkeitsänderung, in einer Unterdrückung des Grün durch Hell oder Dunkel Damit steht in Uebereinstimmung, daß, wie früher schon besprochen wurde, die Wirksamkeit verschiedener Lichtarten durchaus von ihrem Helligkeitswerte bestimmt erscheint (POULTON, PETERSEN, SCHRÖDER). Es ist sehr bemerkenswert, daß es in manchen Fällen in der Tat gar nicht zu einer Farben-, sondern lediglich zu einer Helligkeitsanpassung kommt, also zur Entstehung einer Form, die höchstens für farbenblinde Wesen vielleicht als geschützt bezeichnet werden könnte. Wie PETERSEN (l. c.) angibt, wird grüne Färbung der Puppe von *Pieris brassicae* und *rapae* nicht etwa durch Einwirkung rein grünen Lichtes erzeugt, sondern durch gelbes (resp. gelbgrünes) Licht. Ein sehr helles weißliches Gelb fand er geeignet, um intensiv hellgrüne Puppen hervorzurufen. „Da grüne Färbung", wie PETERSEN anschließend bemerkt, „auf einer gelblichweißen Fläche der Puppe nur unter der sehr bedenklichen und durch nichts gestützten Annahme, daß die sie verfelgenden Feinde etwa grünblind seien, nicht von Schaden sein kann, so kommt hier das Nützlichkeitsmoment in Wegfall." POULTON beobachtete, daß die gleichen Raupen, die sich in einem zu zwei Drittel mit orangefarbenem Papier belegten Glaszylinder verpuppten, hellgelbgrüne Puppen lieferten, offenbar unter dem Einfluß der gelben Strahlen. Vom Standpunkte der von HESS vertretenen Lehre von der totalen Farbenblindheit wirbelloser Tiere könnte man aber auch in diesen Fällen eventuell von Schutzfärbung sprechen. Die Abhängigkeit der jeweiligen Färbung lichtempfindlicher Raupen und Puppen von der Helligkeit des Reizlichtes ist von größter Bedeutung für die Beantwortung der Frage, wie überhaupt Lichtreize auf Raupen und Puppen zu wirken vermögen. Handelt es sich um eine direkte Einwirkung des Lichtes auf die Haut der Raupe oder um eine indirekte etwa durch das Nervensystem vermittelte? Es sind das dieselben Fragen, wie sie auch bezüglich der durch bewegliche Chromatophoren bedingten Farbenwechsels vieler niederer Wirbeltiere, sowie von Mollusken und Crustaceen aufzuwerfen sind. Hier ist es durch zahlreiche Erfahrungen festgestellt, daß die Augen in vielen Fällen die wichtigste Rolle spielen. Es war daher auch bei den Raupen an diese Möglichkeit zu denken. POULTON überstrich bei einer Anzahl solcher die Ocellen mit undurchsichtigem Lack und brachte die

so vorbereiteten Tiere in verschiedenfarbigen Behältern zur Verpuppung, die Resultate waren aber ganz dieselben, wie bei ungeblendeten Tieren. Ferner erwog POULTON die Möglichkeit, daß die Dornen der Raupe (*Van. urticae*) nervöse Endorgane beherbergten, welche für das Licht der Umgebung empfindlich wären; die Dornen wurden vorsichtig abgeschnitten, aber auch dann lieferten die Raupen entsprechend der Umgebung helle oder dunkle Puppen. So bleibt kaum eine andere Annahme übrig, als die einer unmittelbaren Empfindlichkeit der Haut bzw. der pigmentführenden Hypodermis gegen Licht. Damit man aber einfach sagen könnte, wie es in der Folge, leider ohne genügende Berücksichtigung der bekannten Tatsachen, mehrfach geschehen ist, die Raupenhaut verhalte sich wie eine farbenphotographische Platte (vgl. später), müßte festgestellt sein, daß zwei verschiedene Stellen der Haut, die verschiedener Beleuchtung ausgesetzt waren, auch eine verschiedene Farbe annehmen. Solche Beobachtungen liegen in der Tat vor, ich erinnere hier an die schon früher erwähnte Beobachtung der Miss BARBER, wonach eine Puppe von *Papilio Nireus* an zwei Seiten ganz verschieden gefärbt sein kann, wenn sich die Raupe an der Grenze zweier verschiedenfarbiger Grundlagen verpuppt. Nach PETERSEN (l. c.) liefern auch einige Plusien interessante Beispiele zweifarbiger Puppen. „Die Raupe von *Plusia moneta* lebt an Aconitum und verfertigt sich an der Unterseite der Blätter, mit Vorliebe möglichst nahe dem Erdboden, ein gelbliches durchscheinendes Gespinst. Die Puppe ist hellgrün, die Dorsalfläche derselben, welche in ihrer natürlichen Lage der Unterseite des undurchsichtigen Blattes anliegt, ist schwärzlich. Die Untersuchung zeigt, daß die Puppenhülle selbst fast farblos, etwas gelb tingiert ist, und die grüne Färbung von grünem Pigment in den Hypodermalzellen herrührt, während die schwarzen Rückenflecke durch Pigmentablagerung in der Cuticula hervorgerufen sind. POULTON bemerkt dagegen, daß eine Verschiedenheit der Rücken- und Bauchseite bei Puppen häufig angetroffen wird. Doch könnte dies, wie WIENER bemerkt, vielleicht gerade dem Umstande zugeschrieben werden, daß diese beiden Seiten häufig einer verschiedenen Beleuchtung unterliegen. Allerdings führten Versuche von POUTON, bei welchen die vordere und hintere Hälfte der Raupen im kritischen Stadium verschieden belichtet wurden („conflicting colour experiments") nicht zu dem erwarteten Resultat einer Doppelfärbung der Puppe. Es wurde keine örtliche Wirkung beobachtet, sondern eine auf den ganzen Körper gleichförmige mittlere Färbung, die von dem Verhältnis der Oberflächen beider Teile abhing, auch ohne etwa vorwiegenden Einfluß der Kopfhälfte. Stets erwies sich für die Gesamtfärbung der Puppe die Belichtung (resp. Verdunklung) der größeren Hautfläche als ausschlaggebend. Partiell verschieden gefärbte (halb helle, halb dunkle) Puppen wurden niemals erhalten. Nur E. FISCHER (83) hat eine gegenteilige Beobachtung gemacht; es gelang ihm, „die hintere Körperhälfte lebender *Machaon*-Puppen durch Beleuchtung mit dunklen Farben grauschwarz, die vordere durch Beeinflussung mit grünem Licht grün zu färben." Diese Angabe eines so hervorragenden Beobachters ist um so bemerkenswerter, als sie zu beweisen scheint, daß auch die Puppenhaut selbst lichtempfind-

lich ist. Daß gerade die *Machaon*-Puppen sich oft, wenn auch nicht immer, ihrer Umgebung angepaßt zeigen, wird auch von O. SCHULTZ angegeben. Man findet, wie er sagt, häufig Puppen dieser Art, „die in ihrer Färbung vom hellsten Grün bis zum tiefsten Schwarzbraun wechseln, der Umgebung nicht übel angepaßt; doch gibt es, wie man im Freien und bei der Zucht größerer Mengen dieser Raupen mit Leichtigkeit feststellen kann, nicht wenige Fälle, die von dieser Anpassung eine Ausnahme bilden.“ Es scheint hiernach doch noch fraglich, ob die Wirkung verschiedener Belichtung eine direkte oder eine indirekte durch die Körpersäfte oder das Nervensystem vermittelte ist. Eine Stütze für diese letztere Anschauung liegt auch in dem Umstande, daß nicht nur die Puppenhaut selbst (Cuticula), sondern auch vielfach die umhüllenden von der Raupe gelieferten Gespinste (Cocons) in ihrer Färbung von der Umgebung beeinflußt werden, wofür schon oben Beispiele angeführt wurden. Ferner darf man nicht vergessen, daß die grüne Grundfarbe, sozusagen die primitivste Raupen- und Puppenfarbe, sicher in keinem Falle der Belichtung in dem Sinne zuzuschreiben ist, daß etwa nur unter dem Einflusse gewisser Strahlen das betreffende Pigment gebildet würde, sondern es handelt sich wohl in allen Fällen um mehr oder weniger tiefgreifend verändertes Chlorophyll der Pflanzennahrung. Die Raupen (wie andere in ähnlicher Weise lebenden Insektenlarven, z. B. Blattwespen) sind grün, wenn und weil sie grüne Pflanzenteile fressen, sie werden es nicht unter dem Einfluß des Lichtes ihrer Umgebung. Das nämliche gilt höchst wahrscheinlich auch in jenen selteneren Fällen, wo geschützte Raupen nicht grün in verschiedenen Abschattierungen oder braun erscheinen, sondern andere Farben, wie Weiß, Rot, Gelb, Blau oder Violett zeigen, wie es namentlich von Blüten bewohnenden und sich auch von solchen nährenden Formen bekannt ist (vgl. das oben über Eupithecien-Raupen Gesagte). Ganz wesentlich anders verhält es sich mit dem Dunkeln der Raupen und Puppen. Einmal unterscheidet sich das dunkle Pigment schon hinsichtlich seiner Lokalisation von dem grünen Farbstoff, indem dieser letztere in den Hypodermiszellen abgelagert wird oder auch nur in der Hämolymphe gelöst vorkommt, während die Melanine lediglich die Cuticula färben. So bemerkt auch PETERSEN (l. c.), daß „die grüne Färbung der Puppen, welche dauernd grün bleiben, auf grünem Pigment in der Hypodermis beruht, wobei die Cuticula durchsichtig höchstens etwas gelblich tingiert ist. Alle sonstigen Färbungen und Zeichnungen der Puppe entstehen durch Pigmentierung der Cuticula.“ Nach POULTON liegt bei allen grünen Exemplaren der Raupen von *Amphidasis betularia* die Ursache im Fettkörper, der sich zwischen Hypodermis und den oberflächlichen Muskeln befindet. Bei starker Vergrößerung läßt sich erkennen, daß die Fetttröpfchen selbst grünlich sind (er hält das Pigment auch in diesem Falle für ein Umsetzungsprodukt des Chlorophylls). Durch Alkohol wird das grüne Fett sofort tief gelb gefärbt und nach und nach der gelbe Farbstoff extrahiert. Bei braunen Individuen derselben Raupenspecies soll das Grün des Fettkörpers durch einen in den Hypodermiszellen enthaltenen gelben Farbstoff verdeckt werden, der unter dem Mikroskop grünlichgelb erscheint, in Alkohol löslich ist und von POULTON ebenfalls aus dem Chlorophyll hergeleitet

wird. Die Cuticula erscheint hier mit Ausnahme einzelner dunkelbrauner schmaler Flecken farblos und durchsichtig.

Nicht minder als durch die Lokalisation sind nun die dunklen braunen oder schwärzlichen Cuticularfarbstoffe von dem (in der Regel) grünen „Nahrungspigment" auch dadurch verschieden, daß ihre Entstehung in der Tat vom Licht abhängig ist, freilich aber in ganz anderem, ja gerade entgegengesetztem Sinne, wie man früher vielfach meinte (vgl. den ersten Abschnitt, p. 1659). Licht befördert nicht nur nicht die Dunkelfärbung der Cuticula, sondern es vermag sie sogar in mehr oder weniger ausgeprägtem Maße zu verhindern, und es liegt hierin meines Erachtens die Hauptursache der oben beschriebenen „Farbenanpassungen" von Raupen und Puppen. In ähnlichem Sinne hat sich auch KATHARINER (182) geäußert.

Er ist der Ansicht, daß die beiden Hälften des Spektrums einen gegensätzlichen Einfluß auf die Farbe der Puppenhaut haben, und zwar verhält sich der „chemisch aktive" Teil analog dem völligen Lichtmangel, der „chemisch inaktive" dagegen ähnlich dem weißen Tageslicht, indem jener eine Dunkel-, dieser eine Hellfärbung bedingt. Diese Folgerung ist jedenfalls unzutreffend, da er mit reinen Spektrallichtern überhaupt keine Versuche machte und sein Verfahren den Anforderungen der modernen Farbenphysiologie nicht genügt. Nach dem früher Mitgeteilten darf es als sicher gelten, daß das nachträgliche Dunkeln der Cuticula bei allen Insekten, sowie deren Larven und Puppen, als ein durch Fermente (Oxydasen) vermittelter Oxydationsprozeß aufzufassen ist. Man müßte demnach schließen, daß durch Licht, und zwar namentlich durch Strahlen, welche dem gelben und gelbgrünen Teil des Spektrums entsprechen, jene Oxydationsvorgänge beeinträchtigt bzw. ganz verhindert werden. Leider liegen Untersuchungen hierüber bis jetzt nicht vor. Von ganz anderen Gesichtspunkten aus hat zwar WOLFGANG OSTWALD die Lichtempfindlichkeit tierischer Oxydasen untersucht, seine Angaben betreffen aber gerade nicht diejenigen Fermente, um die es sich hier handelt.

Von der Voraussetzung ausgehend, daß das Dunkeln der Cuticula bei Larven, Puppen und fertigen Insekten auf Oxydationsprozessen beruht, die sich unter dem Einfluß gewisser Fermente auf (aromatische) Chromogene abspielen, ist es ohne weiteres klar, daß das Ausbleiben der Wirkung unter dem Einfluß von Lichtarten von großem Helligkeitswert durchaus nicht notwendig auf einer Schädigung der betreffenden Fermente zu beruhen braucht, sondern es wäre ebensogut denkbar, daß in einem gewissen Stadium der Entwicklung die in der Cuticula abgelagerten Chromogene durch Belichtung derart verändert würden, daß sie dann gegen die Oxydasen geschützt sind. Ich denke dabei an die von KÜHNE und EWALD beobachtete Tatsache, daß fibrilläres Bindegewebe mit Chromsäure behandelt und dann belichtet für die Verdauungsfermente unangreifbar wird. Wenn die hier nur vermutungsweise geäußerte Anschauung über das Wesen der sogenannten Farbenanpassung gewisser Schmetterlingsraupen und Puppen sich als richtig herausstellen sollte, dann würde sich der

Experimentalforschung ein weites Feld eröffnen, und man könnte möglicherweise auch dem Problem der ersten Entstehung von Zeichnungen experimentell näher treten.

Es darf nicht verschwiegen werden, daß in der Literatur einige wenige Angaben existieren, welche, wenn richtig, mit der hier vertretenen Auffassung nicht wohl vereinbar wären. Um eine wirkliche Farbenanpassung scheint es z. B. sich zu handeln, wenn Beddard (17) die folgende schwer zugängliche Angabe von Morris erwähnt: „Mr. Morris (Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., 1890) succeeded in producing white, red, salmon, black and blue pupae of *Danais Chrysippus*; they are only green or pink in nature.“ Auch die oben erwähnten Angaben der Miss Barber zählen hierher; doch macht sie ausdrücklich darauf aufmerksam, daß eine in ein Scharlachtuch (durchscheinend? B.) eingehüllte Raupe von *Pap. Nircus* keine rote, sondern eine grüne Puppe lieferte. In betreff der Puppen von *Danais Chrysippus* gibt Bordage (28) an, daß sie nur in drei Farben vorkommen, blaßrosa, hellgrün und gelblich. Versuche mit dieser Art ergaben ihm folgende Resultate. Auf hellgefärbten Flächen werden meist grüne Puppen erhalten, während auf dunklem Grunde die meisten weiß oder rosa sind (besonders in vollständiger Dunkelheit). Später gibt er aber an, daß dieselben Puppen auf einer goldglänzenden Tag und Nacht beleuchteten Fläche grün, rosa oder weiß werden, wobei die Anzahl der ersteren doppelt so groß war, wie die der letzteren. Man sieht, daß hier Widersprüche existieren, die der Aufklärung bedürftig sind.

Wood (l. c.), welcher die ersten Experimente über den Einfluß des Lichtes auf die Farbe von Puppen anstellte, bezog diese merkwürdigen Anpassungserscheinungen auf eine „photographische“ Empfindlichkeit der Haut, und in der Folge ist diese Ansicht noch wiederholt ausgesprochen worden, so namentlich auch von Petersen (l. c.): „Die Reaktion der Puppenoberfläche (in Wahrheit der Raupenhaut, B.) auf die von der Umgebung reflektierten Lichtstrahlen macht“, wie er sagt, „den Eindruck eines rein mechanischen, chromophotographischen Prozesses. Eine Analogie mit einem photographischen Prozeß, bei dem die chemischen Strahlen tätig sind, ist deshalb nicht anzunehmen, weil die Reaktion unabhängig von dem Ausschluß oder der Mitwirkung der chemischen Strahlen ist.“ Er stellt sich vor, daß wir es hier „mit Vorgängen zu tun haben, die sich in den Zellen der Hypodermis unter dem Einfluß äußerer Lichtreize unabhängig vom Nervensystem des Tieres abspielen“. Wenn freilich Petersen zur Stütze dieser seiner Auffassung anführt, daß „diese Annahme die einfachere ist, während andererseits die Zuhilfenahme physiologischer Vorgänge unter dem Einfluß des Nervensystemes nicht mit Notwendigkeit geboten sei, die Frage kompliziere statt sie zu vereinfachen und sie der weiteren Untersuchung vollständig entrücke, da wir sehr viel weniger Hoffnung haben, je in das mystische Dunkel, welches das Leben der Nervenzelle umhüllt, einzudringen“, so wird man einer solchen Argumentation gewiß nicht beipflichten können, denn einmal ist es gar nicht bewiesen, ja nicht einmal wahrscheinlich, daß jene Farbenänderungen unter dem Einfluß des Nervensystemes stehen, und dann hat es sich bisher leider fast regelmäßig gezeigt, daß die vitalen Vorgänge viel komplizierter sind, als man zunächst annehmen zu dürfen glaubte.

Damit man einfach sagen könnte, die Raupenhaut verhält sich wie eine farbenphotographische Platte, müßte vor allem festgestellt sein, daß zwei verschiedene Stellen der Haut, die verschiedener Belichtung ausgesetzt waren, auch eine verschiedene Farbe annehmen. Dies scheint aber trotz einiger gegenteiliger Behauptungen (vgl. oben), im allgemeinen nicht der Fall zu sein. POULTONS „conflicting colour experiment“ liefert dafür anscheinend den Beweis, denn es wurde keine örtliche Wirkung beobachtet, sondern eine auf dem ganzen Körper der Puppe gleichförmige, mittlere Färbung, die von dem Verhältnis der Oberflächen beider Teile abhing, wenn der vordere und hintere Abschnitt einer Raupe in verschiedenfarbige Umgebung gebracht wurde. Gegen die einfache Natur des Vorganges sprechen auch die Versuche POULTONS, durch die er die Stadien größerer Empfindlichkeit festzustellen versuchte. Es sind das, wie schon erwähnt, die der Häutung oder Verpuppung vorangehenden. Wurden nun kurz vor der Verpuppung Raupen aus dunkler in helle Umgebung oder umgekehrt gebracht („transference experiment“), so erwies sich die erste Umgebung meist als von größerem Einfluß als die zweite auf die Färbung der Puppe. Diese zweite Haut ist natürlich unter der früheren vorgebildet, besitzt aber nach POULTON dann noch keinen Farbstoff. Die zukünftige Farbe dieser Haut wird also beeinflußt, ohne daß sie noch einen Farbstoff enthält. „Man muß also POULTON unbedingt zustimmen, wenn er bei diesen Fällen die Annahme eines einfachen photographischen Vorganges verwirft und verwickelte physiologische Vorgänge voraussetzt“ (WIENER).

Trotzdem hält es WIENER (413) nicht für ausgeschlossen, daß eine Beziehung zur Körperfarbenphotographie besteht, nämlich insofern als die Farbstoffe der Raupen die Eigenschaft des farbenempfänglichen Stoffes in gewissem Maße besitzen. Er ist geneigt, diese Beziehung in der „Wirkungslosigkeit des Lichtes zu erblicken, wenn es reflektiert, der Wirkungsfähigkeit, wenn es absorbiert wird, je nachdem es an Farbe mit den belichteten Farbstoffen übereinstimmt oder nicht“. Ohne natürlich die Möglichkeit leugnen zu wollen, daß farbige Beleuchtung in geeigneten Stoffen gleichfarbige Körperfarben erzeugt, zumal ja gewisse alte Methoden der Farbenphotographie (SEEBECKsches und POITEVINsches Verfahren) nicht auf Interferenz, sondern auf der Bildung von Körperfarben beruhen, stehen einer solchen Deutung doch die größten Schwierigkeiten entgegen. Es muß immer wieder hervorgehoben werden, daß es sich ja im allgemeinen gar nicht um das Entstehen einer bestimmten Farbe unter dem Einfluß farbigen Lichtes, sondern vielmehr um das mehr oder weniger deutliche Bestehenbleiben bzw. Hervortreten einer von vornherein gegebenen Farbe (Grün, Gelbgrün, Rötlich) durch Verhinderung der Bildung dunklen Cuticularpigmentes handelt. Als Beispiel der unwahrscheinlichen, um nicht zu sagen unmöglichen Hypothesen, zu denen sich WIENER in Durchführung seiner Theorie gezwungen sieht, möchte ich nur anführen, daß er zur Erklärung der Beeinflussung der ganzen Hautoberfläche durch Belichtung eines Teiles derselben (POULTON) die Meinung äußert, „es könnte der bei der Belichtung des Farbstoffes einer Zelle entstandene Stoff in Nervenleitungen einen elektrischen Strom erzeugen, der die gleiche Zersetzung in anderen Zellen der Raupenhaut hervorbringt, natürlich unter Verminderung

der Zersetzung in der betroffenen Zelle selbst. Es entstände so eine gleichmäßige Wirkung in der ganzen Haut. Da aber nach Poulton nicht die beleuchtete Haut, sondern die darunter liegende (noch) farblose Haut beeinflußt wird, so müßte man annehmen. daß in irgendeiner Weise die Zersetzung auf diese übertragen würde, wobei die in der äußeren Haut rückgängig gemacht wird. Diese Zersetzung müßte die spätere Bildung von Farbstoff verhindern usw." Ich glaube, diese Probe dürfte genügen, um Wieners Auffassung vom physiologischen Standpunkte aus für unmöglich zu erklären. Diese Unmöglichkeit ergibt sich aber auch schon daraus, daß der tatsächliche Vorgang der „Farbenanpassung" bei Raupen und Puppen gar nicht so verläuft, wie es der Theorie zufolge sein müßte. Das Prinzip, von dem Wiener ausgeht, ist das folgende: Es gibt dunkle (schwarze) Stoffe, in welchen durch das von ihnen absorbierte Licht Zersetzungen hervorgerufen werden, welche die Entstehung farbiger Stoffe aus den schwarzen zur Folge haben; diese selbst sind auch wieder lichtempfindlich und werden, wenn Licht auf sie einwirkt, weiter in andersfarbige Stoffe umgewandelt. Wird nun ein solcher Stoff einem Lichte von bestimmter Farbe ausgesetzt, so wird es so lange zersetzt, bis die Beleuchtungsfarbe entstanden ist. Nun wird der Stoff nicht weiter verändert, da er das betreffende Licht nicht absorbiert — darauf beruht ja eben seine Farbe.

„Sollte nun die Farbenanpassung der Raupen mit der Farbenwiedergabe der Körperphotographie zusammenhängen, so müßte der dunkle Farbstoff von selbst im Dunkeln gebildet werden und die hellen Färbungen durch die Einwirkung des Lichtes auf ihn zustande kommen." In der Tat werden nun dunkle Raupen und Puppen vorzugsweise im Dunkeln, helle dagegen im Lichte gebildet. Aber der Vorgang ist nicht so, daß eine zuerst dunkle Raupe oder Puppe im Lichte hell wird, sondern die Helligkeit (in den meisten Fällen die grüne von der Nahrung herstammende Grundfarbe) ist der ursprüngliche Zustand, und das Dunkeln wird nur im Lichte (bzw. Farben großer Helligkeit) verhindert, indem in der an sich farblosen Cuticula dann kein dunkles Pigment entsteht. Ich kann daher auch Neuhaus (271) nicht beipflichten, wenn er, gestützt auf Versuche mit Mischungen von gewissen Anilinfarben und Chlorophyll, die Meinung ausspricht, daß die „Anpassung" der Insekten an die farbige Umgebung sich auf chemisch-physikalische Prozesse (im Sinne der Theorie von Wiener) wird reduzieren lassen.

Obschon in den Abschnitt über die Farben der Wirbeltiere gehörig, kann ich hier doch einen Fall nicht unerwähnt lassen, der, wenn er richtig wäre, wenigstens im Prinzip die Wienersche Hypothese rechtfertigen würde. An der Bartgrundel (*Nemochilus barbatula*) hat Sečerow (338) einen Einfluß von rotem, orangerotem, grünem, blauem und violettem Licht auf die Färbung des Fisches untersucht, indem er die Tiere längere Zeit unter monochromatischen Gläsern hielt. Die gleiche Anpassung wie beim lebenden Tier will er nun auch an toten Hautstücken konstatiert haben. Er nahm Hautstücke von einer Bartgrundel und löste durch Alkohol die farbigen Pigmente heraus. „Nach 24, bei Kontrollversuchen 48 Stunden, wurde die Haut aus dem Alkohol herausgenommen und in eine von außen mit gelbem Papier umklebte, gut verschließbare Glasdose, welche zum Schutze

gegen die Eintrocknung mit Wasser gefüllt war, an das helle Tageslicht übertragen. Am 3. Tage war die Gelbbräunung sehr deutlich, nach 12 Tagen ist an einigen Stellen auch ausgesprochen gelbe Farbe vorhanden, nach 16 Tagen tritt der Zerfall der Haut und der Pigmente ein. Es sei noch bemerkt, daß der Prozeß an die Sternzellen gebunden zu sein scheint, denn an den Pigmentkörnchen konnte die Gelbfärbung nicht beobachtet werden ..... Eine andere Methode zur Prüfung der Lichtempfindlichkeit besteht darin, daß man ein Stück Haut mit allen Pigmenten in Glyzerin einschließt, einige Stellen markiert und so beobachtet. Sie hat nur den Nachteil, daß die vorhandenen farbigen Pigmente die Klarheit des Befundes beeinträchtigen, weil sie fast überall unter den schwarzen vorkommen. Nach 8 Tagen konnte ich (Sečerow) an solchen Präparaten eine dunkel-orangerote Farbe beobachten, weil in diesem Falle der Untergrund orange gefärbtes Papier war. Die orangerote Farbe zeigte sich an einigen Stellen ziemlich deutlich: an den getrennten Stücken der zerfallenen Sternzellen und an den Fortsätzen der Pigmentzellen. Für diese Versuche sind Kontrollversuche folgendermaßen angestellt worden: es wurden ebenfalls solche in Glyzerin eingeschlossene Hautstücke genommen. Das Präparat wurde in einem Glasgefäß ohne Untergrund aufbewahrt, so daß das Licht als solches wirken konnte. Der Versuch ergab, daß die schwarzen Pigmente die Farbe auch etwas veränderten, sie nehmen einen sehr dunklen roten Ton an. Aus allen diesen Versuchen ergeben sich als Tatsachen, daß das Licht auf die schwarzen Pigmente zersetzend wirkt, und daß das farbige Licht nach dem Wienerschen Prinzip wirkt. Durch die angeführten Experimente ist es also sehr wahrscheinlich, daß die Entstehung der farbigen Pigmente aus den schwarzen auch im lebenden Tier möglich ist." (Sečerow.) Wenn schon die ganze Darstellung nicht gerade zugunsten einer solchen Annahme spricht, so sind neuerdings auch die Beobachtungen selbst von v. Frisch (99) in Zweifel gezogen worden. Er konnte bei seinen Versuchen an ausgeschnittenen Hautstücken niemals einen Unterschied zwischen den auf verschiedenfarbigen Papieren liegenden Präparaten finden. Auch annähernd monochromatische Bestrahlung mittels Schottscher Gläser führte zu keinem besseren Resultat. Es kann nach seinen Befunden von einer „mechanischen Farbenanpassung" im Sinne Wieners an toten Hautstücken von Fischen gar nicht die Rede sein. Für unser Objekt (Raupen und Puppen) erledigt sich die Sache übrigens auch schon dadurch, daß erfahrungsgemäß die dunklen Pigmente der Insektencuticula überhaupt gar nicht lichtempfindlich sind.

6. Die Farben entwickelter Insekten (Imagines) und ihre Abhängigkeit vom Licht.

a) Farbenanpassung (Schutzfärbung).

Wenn wir bezüglich der Farbenanpassung (Schutzfärbung) bei Raupen und Puppen wenigstens einige physiologische Gesichtspunkte geltend machen können und von einer Weiterführung der experimentellen Untersuchungen noch wichtige Aufschlüsse erhoffen dürfen, so liegen die Dinge wesentlich anders bei den völlig entwickelten Insekten (Imagines), obschon gerade hier die wunderbarsten Fälle von

Schutzfärbung und -zeichnung beobachtet werden. Diese Tatsache kann nicht überraschen, wenn wir die außerordentliche Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen gerade innerhalb des Kreises der Insekten berücksichtigen. „Die ungeheure Individuenzahl erlaubt“, wie V. Graber (134) bemerkt, eine außerordentliche Menge von Variationen, und die außerordentliche Verfolgung der Insekten gibt eine außerordentliche Gewähr zur Auslese des Allerbesten und Vorteilhaftesten.“ Schon allein die Käfer bieten eine Unmenge solcher Farbenanpassungen. Die *Cicindela campestris* der grasigen Feld- und Waldwege ist grün, die *C. maritima* der sandigen Seegestade kleidet sich blaß-bronzegelb; das sammetartige Grün der *C. gloriosa* wetteifert mit der Farbe des nassen Mooses auf den Steinen der Bergwässer, und die *C. heros* läßt sich vom nassen Schlamm salziger Marschen nur durch ihren Schatten unterscheiden (Graber). L. Möller (266) fand, daß *Elaphrus riparius* in dem hellen Quarzsand der Werra (Thüringen) eine hellbräunliche Färbung hat, bei Mühlhausen aber an den Rändern der Wassertümpel auf wiesigem Grunde und an der Unstrut eine grüne. Was die Färbung der Wasserkäfer anlangt, so sagt er: „Das Licht nimmt mit der Tiefe des Wassers, wie bekannt, nicht nur an Intensität ab, sondern es wird auch gebrochen und in Farben zerlegt“ (soll richtig heißen: durch Absorption gefärbt, B.). Er führt darauf das Vorkommen bläulicher *Gyrinus*-Arten in den oberen Wasserschichten, grünlicher *Dytiscus*- und *Cybister*-Arten, sowie schließlich gelblicher und bräunlicher Vertreter der Gattungen *Haliplus*, *Hydroporus, Noterus*, *Laccophilus*, *Philhydrus* u. a. zurück. Bates teilte Wallace mit, daß der amerikanische Käfer *Onychoceros scopia*, welcher auf einem rauh berindeten Baum gefunden wird, so genau der Rinde in Farbe und Rauhigkeit gleicht, daß er, solange er sich nicht bewegt, absolut unsichtbar ist. Zahlreiche auf Rinden lebende Käfer sind durch rindenähnliche Färbung geschützt, so z. B. der auf Eichenrinde lebende *Platyrhinus latirostris* und der an alten Weiden häufige *Cryptorhynchus lapathi.* Beide vereinigen eine schwärzliche mit Grau untermischte Färbung mit einer höckerigen, rauhen Oberfläche. Auch verschiedene Bockkäferarten, die sich auf altem Reisig von Weiden, Pappeln, Weißdorn u. dgl. aufhalten, wie z. B. *Exocentrus balteatus*, *Pogonocherus*-Arten, *Leiopus nebulosus*, sind durch ihre schwärzlichbraune und graue Färbung an ihren Aufenthaltsorten fast unsichtbar, ebenso *Hedobia imperialis* in alten Hainbuchenhecken (H. Müller). Zahlreiche Rüsselkäfer (*Monorhynchus pseudacori*, *Centorhynchus*, *Coeliodes*, *Rhinoneus* u. a.), welche die Gewohnheit haben, bei der geringsten Beunruhigung sich mit Einziehung aller hervorragenden Teile zu Boden fallen zu lassen, gleichen nicht nur durch dunkle Farbe und matte, oft rauhe Oberfläche, sondern auch durch den kugeligen Umriß und die starre Haltung ihres Körpers den leblosen Brocken, zwischen die sie zu liegen kommen. Prehn (302) erwähnt, daß ein Rüsselkäfer aus Madagaskar täuschend seiner Nahrungspflanze, der Flechte *Parmelia crinita* gleicht. Auf dem bloßen Erd- oder Sandboden sich aufhaltende Rüsselkäfer, z. B. Arten von *Hylobius, Barynotus*, *Liophloeus*, *Cneorhinus*, *Clavuus* u. a., sind mehr oder weniger so gefärbt, daß sie sich von der Farbe des Untergrundes wenig oder gar nicht abheben. Auf Wiesen oder Gebüschen lebende Arten derselben Familien, z. B. *Phyllobius*, *Polydrusus*, *Chlorophanus*, sind aber meist grün, gelbgrün oder metallisch gefärbt (Kolbe l. c.). „Die Tatsache, daß gesättigt dunkle

und bunte Farben meistens an eine feuchte, sauerstoffreiche Atmosphäre, eigentümlich matte aber an dürre Orte (Wüsten) gebunden sind", würde nach KOLBE zu der Annahme berechtigen, „daß der Grad der Feuchtigkeit von Einfluß auf die Art der Färbung ist". Auch WALLACE (Tropenwelt, 1878, p. 257—261) ist geneigt, von solcherlei örtlichen Ursachen die bleichere Färbung der Schmetterlinge auf gewissen Inseln, ihren metallischen Glanz auf anderen abhängig zu machen, indem er als „wahrscheinlichste Ursache" „die Gegenwart eigentümlicher Grundstoffe (? B.) oder chemische Verbindungen in Boden, Wasser oder Luft oder besondere organische Stoffe in der Pflanzenwelt" bezeichnet. Ich bin der Meinung, daß bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse derartige Behauptungen ohne die erforderliche Grundlage eines ausreichenden, auf experimentellem Wege gewonnenen Beobachtungsmateriales lieber unterlassen werden sollten. Wie sehr hier Vorsicht geboten ist, geht am besten aus dem Beispiele vieler Wüstenkäfer hervor. Sie sind fast alle schwarz; nur einige Arten, wie *Mylabris sanguinolentus*, rot oder mit einigen farbigen Flecken geziert (Cicindelen). Der große Haufen der Wüstenkäfer gehört zu den Schwarzkäfern (Melasomen), deren wesentlicher Repräsentant bei uns *Tenebrio molitor* (Mehlkäfer) ist. Aber auch die räuberischen Laufkäfer (Carabiden), die Dung- und Mistkäfer (Scarabäiden) sind schwarz und selbst die in unmittelbarer Nähe schön metallisch glänzenden Prachtkäfer (Buprestiden) erscheinen in geringer Entfernung schwarz. In klimatischer Hinsicht liegen die Verhältnisse, wenn man von der intensiven Belichtung in beiden Fällen absieht, in den Hochgebirgen und im Norden wesentlich anders, und doch ist es bekannt, daß zahlreiche Insekten (besonders wieder Käfer) auch hier in dunklen Varietäten (schwarz) vorkommen.

Ueberaus merkwürdige Beispiele von Schutzfärbungen und Zeichnungen liefern auch die Orthopteren. „Die wohlbekannten Blattheuschrecken Ceylons und Javas, Arten der Gattung *Phyllium*, sind so wunderbar gefärbt und geadert und mit blattähnlichen Verbreiterungen der Beine und Brustringel versehen, daß nicht einer unter 10 Menschen sie wirklich sieht, wenn sie auf der Pflanze sitzen, von der sie fressen, selbst wenn sie dicht unter ihren Augen sich befinden; andere ähneln Stäben oder Stücken der Zweige mit allem Zubehör von Runzeln, Augen und Blattansätzen." WALLACE, dem ich dies entnehme, ist häufig nicht imstande gewesen, eine solche Stäbchenschrecke von einem wirklichen Holzstabe zu unterscheiden, bis er sie berührte und sich überzeugte, daß sie lebte. Eine Art, erzählt er, die ihm in Borneo gebracht wurde, war mit zarten grünen Schüppchen bedeckt, welche vollständig den Lebermoosen glichen, die in feuchten Wäldern verrottete Zweige bedecken. Andere ähneln dürren Blättern in allen ihren verschiedenen Farben und Formen. SCHWEINFURTH („Im Herzen Afrikas", p. 391) berichtet über verschiedene *Mantis*-Arten im Dinka-Lande folgendes: „Auf den faustgroßen Blütenköpfen einer prachtvoll purpurroten, mannshoch aus dem Grase lichter Waldstellen aufstarrenden Kugeldistel (*Echinops*) saßen unbemerkt, vermöge einer schützenden Aehnlichkeit, wie der Laubfrosch auf jungem Blattwerk oder wie das Schneehuhn auf den weißen Feldern des Nordens, seltsam geformte *Mantis*, welche das nämliche Purpurrot an allen Körperteilen zur Schau tragen, wie der prachtvolle Blüten-

knäuel, welcher ihr Mikrokosmos war. Dieser Teil von Afrika ist durch eine ganze Reihe von Arten dieser vielgestaltigen Gattung ausgezeichnet. Es fiel mir auf, daß sie ihren Aufenthaltsort überall der Körperfarbe anzupassen bestrebt sind, so daß sie wie wirkliche Gespenster (*Empusa*) den Pflanzensammler überraschen. Ihre monströsen Körperformen haben etwas wahrhaft Harpyenhaftes. Auf den ersten Blick erschienen die Köpfe des *Echinops*, in denen die Insekten saßen, wie Mißbildungen der Pflanze, da die letzteren, ähnlich der Gottesanbeterin, mit ihren gen Himmel gerichteten Fangarmen aus dem Knäuel hervorragten, als wären sie monströse Blüten. Ich habe gelbe, grüne und braune Arten gefunden; die merkwürdigste aber von allen war eine von grasgrüner Färbung, welche sich während meines Aufenthaltes in der Meschera auf der Spitze des Zeltdaches eingefunden hatte; sie hatte mindestens eine Länge von 10 Zoll." (Schweinfurth.) Wenn auch in geringerem Grade, so bieten doch auch schon unsere Laubheuschrecken (Locustiden) in ihrem grünen Gewande, sowie viele Acridier in der Erdfarbe ihrer Vorderflügel interessante Beispiele zweifelloser Schutzfärbungen. C. Keller (183) berichtet über die folgende Farbenanpassung: „Der Gebirgspaß von Dscherato besteht durchwegs aus Urgebirgsformation, bald aus feinkörnigem Granit von fleischroter Farbe, bald aus rötlichem Granitporphyr mit großem roten Feldspatstückchen, die an der verwitterten Oberfläche zuweilen isolierbar sind. Die dort wohnenden Heuscbrecken haben auf ihren grauen Flügeln Flecken, welche eine Nachahmung des eingesprengten Feldspates sind." P. Grosser (141) beobachtete auf St. Helena folgende Anpassung von Heuschrecken an die Farbe der Umgebung: „An zwei entgegengesetzten Orten konnten wir zwei sehr augenfällige Farbenanpassungen von Heuschrecken beobachten. Das eine Mal lebten diese Insekten auf den mit grauen Flechten bedeckten hellgrauen Basalten des östlich an den Mont Vesey sich anschließenden Hügels und hatten genau denselben grauen Farbenton; das andere Mal waren sie in den rosafarbenen Kriechpflanzen, die in beschränktem Maße auf der Prosperous-Bay-Ebene wachsen, zu Hause und zeigten dieselbe zarte rosa Färbung. Die angepaßten Farben sind von auffallend kurzem Bestande, so daß sie leider schon wenige Tage, nachdem die Tiere gesammelt waren, selbst in der Dunkelheit, dem gewöhnlichen Braun wichen." Vosseler (396, 397) beobachtete Orthopteren in Algerien und Tunesien und fand bei ihnen zahlreiche Beispiele äußerst weitgehender Anpassung an ihre Umgebung, welche in Farben- und Skulpturverhältnissen besteht und auf alle exponierten Körperteile sich erstreckt, wohingegen die beim ruhenden Tier nicht sichtbaren Teile oft auffällig gefärbt sind. Diese Tiere haben die Fähigkeit, ihre Färbung bei jeder Häutung zu verändern. Unmittelbar nach der Häutung sind sie farblos oder leicht grünlich gefärbt. Die Häutungen erfolgen stets in den Vormittagsstunden zur Zeit der wirksamsten Belichtung. In Nordafrika sah er Arten der Gattung *Truxalis* nach der Häutung in grüner Umgebung grün werden, während die auf Holz oder Steinen sitzenden grau oder grün wurden. Aus diesen ganz engen Beziehungen zwischen Lokalton und Vorkommen glaubt Vosseler schließen zu dürfen, daß die Farbstoffe in der Haut solcher Heuschrecken — oder wenigstens die einfacheren Grundlagen der Farbstoffe — unter dem Einfluß reflektierter Farbenstrahlen entsprechende Töne ausbilden können.

Diese Annahme scheint gestützt durch die Tatsache, daß die Pigmente der Orthopteren erst nach dem Abwerfen der vorletzten Körperbedeckung ihre bleibende Zusammensetzug und Umlagerung erfahren. Immerhin bleibt für die sympathische Beeinflussung der Körperfarben durch Reflexion von Naturfarben nur der kurze Zeitraum vom Abstreifen der letzten Larvenhaut bis zum Erhärten der neuen Chitindecke übrig. Es fehlt aber, wie JACOBI (171) sehr richtig bemerkt, auch hier wieder die unumgänglich nötige Stütze einer solchen Hypothese durch Versuche, ob sich denn bei Einwirkung andersartiger Lichtstrahlen im entsprechenden Zeitpunkt auch wieder sympathische Färbung ergeben würde; leider stellen sich solchem Vorhaben, wie VOSSELER mitteilt, vorläufig unüber-

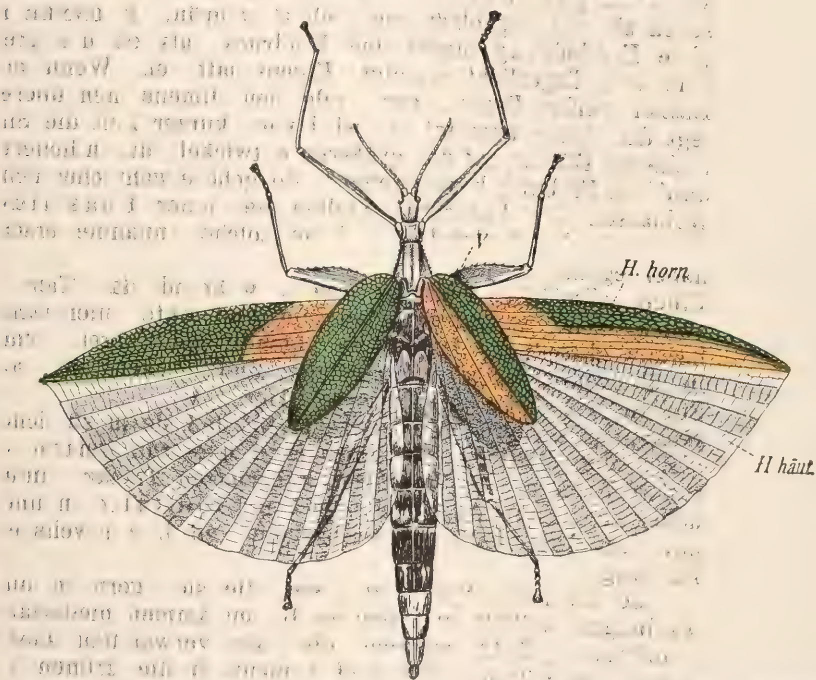


Fig. 18. *Tropidoderus Childreni* nach BRUNNER VON WATTENWYL in fliegender Stellung. *V* Vorderflügel, *H. häut* Hinterflügel häutiger Teil, *H. horn* horniger Teil.

windliche Schwierigkeiten entgegen, die in der Lebens- und Ernährungsweise der Wüstenheuschrecken beruhen. Wohl der merkwürdigste und für eine direkte Lichtwirkung geradezu zwingend sprechende Fall ist der, auf welchen BRUNNER V. WATTENWYL (36) zuerst aufmerksam gemacht hat. Er betrifft (ich zitiere nach WEISMANN) eine Gespensterheuschrecke Neuhollands (*Tropidoderus Childreni*), welche im allgemeinen grüne Blattfärbung besitzt, aber mit sehr eigenartigen Abweichungen auf einzelnen Körperflächen (Fig. 18). Es sind nämlich die Deckflügel so kurz, daß sie den langen Hinterleib kaum zur Hälfte bedecken. Dafür tritt dann der Vorderrand der Hinterflügel ein, der hart und hornartig ist, wie der Deckflügel, und in der Ruhe den ganzen Hinterleib schützt. Alle dies deckenden

Flügelteile sind grasgrün mit Ausnahme der Stellen, an welchen sie sich gegenseitig zudecken; da nun, wo dies der Fall ist, sehen sie wie abgeblaßt aus, gelb statt grün. Brunner meint dazu: „Die Erscheinung macht den Eindruck, als ob die grellere Farbe eine vom Tageslicht erzeugte Eigenschaft sei. Wenn man mehrere Blätter weißen Papiers von ungleichen Dimensionen übereinander gelegt der Sonne aussetzt, so wird nach kurzer Zeit die Silhouette der kleineren Blätter, auf den größeren entwickelt, durch hellere oder durch dunklere Färbung hervortreten.“ So gehöre wahrscheinlich auch dieses Abblassen der bedeckten Stellen bei jener Phasmide „in diese Kategorie der Lichtbilder“. Eine solche Annahme erscheint um so näherliegend, als ja in diesem Falle, wie bei allen Orthopteren die Flügel allmählich hervorsprossen, während das Tier immer dem vollen Lichte ausgesetzt, langsam und unter mehrfacher Häutung heranwächst; auch liegen die jugendlichen Flügel vermutlich schon in ähnlicher Weise übereinander und decken sich an denselben Stellen wie beim erwachsenen Tier. Von der Cicade *Athysanus staetogalus* berichtet Melichar (249), daß sie in südlichen Gegenden gleich den Blättern der *Tamarix* dunkelgrün gefärbt ist, während sie in Wien auf in Ziergärten kultivierten *Tamarix* immer sehr viel heller erscheint. Auch bei manchen Libelluliden findet man eine mit dem Aufenthaltsorte wechselnde und ihm jeweils entsprechende Färbung.

So erscheint *Sympicna fusca*, die sich gern in dürren Kieferwaldungen aufhält und sich an Baumstämmen niederläßt, grau oder graubraun gefärbt, während die nahe verwandten *Lestes*-Arten, die besser bewachsene Orte und namentlich die grünen Ufer der Gewässer bewohnen, auch in grünnem Kleide erscheinen.

Bei weitem die interessantesten und theoretisch wichtigsten Beispiele von Farbenanpassungen bieten uns aber die Schmetterlinge, und es ist schwer verständlich, wie angesichts der Fülle hierhergehöriger Tatsachen das Prinzip der Schutzfärbung immer wieder in Zweifel gezogen wird. Jeder Sammler weiß, wie schwer gewisse Spanner und vor allem die *Catocala*-Arten zu entdecken sind, wenn sie tagsüber an Zäunen und Baumrinden sitzen, deren Farbe die Vorderflügel täuschend nachahmen. So gleicht beispielsweise auch die Zipfelmotte vollkommen einem getüpfelten trockenen Eichen-, und die smaragdgrüne *Thecla rubi* einem jungen Himbeerblatt, während *Briophila glandifera* und *perla* mit ihren ausgebreiteten, teils rein weißen, teils scheckigen Flügeln der wahre Abklatsch der Mörtelmauern oder der mit allerlei bunten Schorfflecken oder Vogelkot besetzten Bretterzäune sind, welche diese Schmetterlinge zum Ausruhen aufsuchen. Im Riesengebirge gibt es mehrere Arten kleiner Spanner (z. B. *Gnophos sordaria* und *dilucidaria*), welche, wie Zacharias (Katechismus des Darwinismus, Leipzig 1892, p. 57) bemerkt, das gesprenkelte Aussehen der Granitblöcke, auf denen sie zu ruhen pflegen, durch ihre Färbung so genau kopieren, daß selbst das geübte Auge des Sammlers aufs wirksamste getäuscht wird. Herm. Müller (269) erwähnt, daß der graulich und weißlich gefärbte *Gnophos obfuscata* in den Alpen seinem Auge wiederholt entschwand, indem er sich plötzlich mit ausgebreiteten Flügeln auf eines der zahlreichen umherliegenden Talkschieferstücke ruhig hinsetzte, die in ganz ähnlicher Weise graulich und weißlich schimmern.

Unser Kiefernschwärmer (*Sphinx pinastri*) hat als Grundfarbe das schwärzliche oder bräunliche Grau der Kiefernrinde, an der er bei Tage mit zusammengelegten Flügeln ruhig sitzt; die dunkeln Flecken und die schwarzen Striche seiner Flügel ähneln den dunkeln Flecken und Rissen der Rinde. Bei mehreren Wicklern hat SPEYER eine gleiche Rindenähnlichkeit konstatiert. „*Tereas niveana* sitzt im Herbst und Frühjahr an den Stämmen der Birken, deren Farbe ihre trübweißen, mit einzelnen schwärzlichen oder grauen Pünktchen und verloschenen Fleckchen versehenen Flügel genau angepaßt sind. Dasselbe ist mit *Tereas literana* der Fall, der gleichzeitig an den Stämmen und Aesten der Eichen sitzt. Ihre mit aufgeworfenen Schuppenreihen versehenen, in mannigfachen Varietäten zwischen lebhaftem Grün, Mattgrün und Graugrün wechselnden, bald fast einfarbigen und tiefschwarz gezeichneten, bald weißlich und braungrau gemischten, mit schwärzlichen Längs- und feinen Querstrichelchen versehenen Flügel (var. *Squamana*) lassen sie an dem mit gleichfarbigen Flechten überzogenen Aufenthaltsorte nur schwer erkennen.“ (SPEYER.) Auch die Seladoneule (*Dichonia aprilina*) kann man, wenn sie an einem mit *Parmelia saxatilis* und ähnlichen Flechten bewachsenen Baumstamme sitzt, nur mit größter Mühe entdecken, und doch ahmen die schwarzen Punkte und Striche, die sich von der grünlichen und weißlichen Grundfarbe der Flügel als unregelmäßige Zeichnung abheben, die Umrisse eines Flechtenthallus nur in höchst unvollkommener Weise nach (HERM. MÜLLER). Von *Dianthoecia filigrana* (var. *xanthocyanea*) bemerkt SPEYER, daß ihre grau, weißlich und goldgelb gemischte Färbung die Farbe und den Flechtenbezug alter Pfähle, an denen die Eule bei Tage sitzt, so täuschend wiedergibt, daß es ihm selbst fast nur dadurch gelang, sie aufzufinden, daß er den Pfahl im Profil aufs Korn nahm und nun durch die kleinen Vorsprünge an seiner Oberfläche auf die Tierchen geleitet wurde. Wie den Baumrinden und Flechten bewohnenden Arten, gibt auch den an Schilf oder zwischen welkenden Blättern lebenden in der Regel schon eine allgemeine Aehnlichkeit der Färbung hinreichenden Schutz, um der Vernichtung durch Vögel zu entgehen. „Fast alle an Schilf und Rohr lebenden Schmetterlinge besitzen als Raupen und ebenso als fertige Insekten eine schilfrohrähnliche Farbe, so besonders die Eulen aus den Gattungen *Nonagria*, *Leucania* und den verwandten *Phragmatoecia arundinis*, *Orthotaelia sparganiella*. Unter den Eulen und Spannern, welche erst zu Ende des Sommers und im Herbste fliegen, ist die Farbe des absterbenden Laubes sehr reichlich vertreten: von leuchtendem Gelb bis ins Braune oder Rote. So bei den Arten der Gattung *Xanthia* und einzelnen *Orthosia*, bei *Hibernia defoliaria, aurantiaria, progemmaria*. Diese Falter ruhen bei Tage an den Zweigen der Laubbäume, welche ihre Raupen ernährten, und fallen mit dem Laube herunter, wenn man dieses erschüttert. *Hibernia progemmaria* erscheint zwar erst im März, liebt es aber, sich zwischen trockenem Laube zu verstecken, welches hier und da an einzelnen Aesten übrig geblieben ist (SPEYER l. c.).“

Cucullia umbratica und andere verwandte Eulen, welche ganz offen an alten grauen Bretterzäunen ruhen, gleichen diesen in Farbe und Zeichnung so sehr, daß sie selbst dem geübten Auge des Sammlers leicht entgehen. Den blattnachahmenden Schmetterlingen der Tropen (*Kallima*, *Siderone* u. a.), welche ja als Mimicryfälle sozusagen die

klassischen Beispiele geworden sind, reiht sich von einheimischen *Smerinthus populi* an, der zwar nicht annähernd so treu wie jene welkende Blätter kopiert, aber gerade dadurch nach Herm. Müller einen schlagenden Beweis liefert, daß auch eine entfernte Aehnlichkeit schon zu völliger Täuschung genügen kann. „Denn wenn unser Pappelschwärmer mit seinen braun-in-grau-gefärbten, wunderlich auseinandergespreizten, ungefähr nach Art eines dürren Pappelblattes gekrümmten und ausgeschnittenen Flügeln zwischen den dürren Blättern am Fuße eines Pappelstammes sitzt, die Hinterflügel unter den auseinanderstehenden Vorderflügeln her weit nach vorn gezogen und wie die Flügel so auch den Leib wellig gebogen haltend, so wird ihn sicher das Auge eines Laien nicht leicht auffinden" (H. Müller). Zu den vollendetsten Beispielen schützender Farben und Formähnlichkeit einheimischer Insekten gehören auch die dürren Aststücken gleichenden Eulen und Spinner. Weit über ein Jahrhundert, ehe noch von Naturauslese die Rede war, hat Rösel v. Rosenhof (Insektenbelustigungen, Bd. 1, 1746, Taf. 24, Fig. 5) diese Aehnlichkeit in ihrer biologischen Bedeutung klar erkannt. Eine kaum minder täuschende Artähnlichkeit bietet auch der Lindenspinner (*Phalera bucephala*), über welchen sich Speyer (l. c.) folgendermaßen äußert: „Das schönste Beispiel von Mimicry — wenn man diesen Ausdruck auf die Nachahmung lebloser Dinge anwenden will — bietet mir immer *Phalera bucephala*. Wenn er mit den eng um den Körper gerollten Flügeln auf der Erde sitzt, stellt er das Bild eines entsprechend dicken und langen, an beiden Enden abgebrochenen dürren Eichenästchens in unübertrefflicher Treue dar. Die beiden Bruchflächen werden durch die lebhaft holzgelben, dunkel gerandeten und gewölbten, beim Sitzen zusammenstoßenden Flügelspitzen einerseits und den ebenso gefärbten Kopf und Thorax andererseits repräsentiert, die Rinde dazwischen durch die silbergraue, dunkler schattierte, gewellte, etwas rauchschuppige Fläche der Vorderflügel."

Eine ganz besonders bemerkenswerte Tatsache ist auch die, daß bei sehr vielen Schmetterlingen (auch Orthopteren) die beiden Flügelpaare oft ganz verschieden gefärbt sind, und daß das gleiche auch bezüglich der Ober- und Unterseite desselben Paares gilt. In ersterer Beziehung erwähne ich nur die grellfarbigen (Rot, Gelb, Blau) Hinterflügel der Ordensbänder (*Catocala*-Arten) und Bärenspinner (*Arctia*-Arten) sowie viele Acridier unter den Heuschrecken. Hier sind die in der Ruhestellung deckenden Vorderflügel oft typisch schutzfarbig. Das gleiche gilt von der Unterseite beider Flügelpaare für eine Menge Tagfalter, welche die Gewohnheit haben, ihre Flügel in Ruhestellung nach oben zusammenzuklappen und so die oft prachtvoll und höchst auffallend gefärbte Oberseite zu verdecken.

Aus der Unzahl von Beispielen erwähne ich nur einige wenige besonders charakteristische. Als typische Schutzfärbung muß die hellgrüne Färbung der Unterseite der Flügel von *Thecla rubi* gelten, welche bei dem sitzenden Falter sichtbar wird und, wie schon erwähnt, ganz der smaragdgrünen Farbe der jungen Blätter des Himbeerstrauches gleicht, auf welchem dieser Schmetterling im Frühjahr am häufigsten sitzend angetroffen wird. Bei *Anthocharis cardamines* (Aurora) gleicht die Unterseite ganz dem Blütenkopf der wilden Petersilie, auf dem man die Falter sich häufig zur Ruhe niederlassen

sehen kann (Wood, „The Student, 1868, Sept., p. 81). Das Weibchen einer *Lycaena*-Art breitet nach Weismann (Einfluß der Isolierung auf die Artbildung, 1872, p. 58) die braunen Flügel aus, wenn es sich auf den Boden setzt, während das oben schön blaue Männchen die Flügel, wenn es ruht, schließt, als wenn es wüßte, welche Gefahr ihm das helle Blau der oberen Fläche der Flügel brächte. Mansel Weale (vgl. Wallace, l. c. p. 316) berichtet, daß in Südafrika viel weißliches und silberglänzendes Laub und ähnliche Baumrinde vorkommt, oft von blendender Schönheit, und daß viele Insekten und ihre Larven solche glänzend silberweißen Töne haben, welche Schutzfarben sind. Unter ihnen befinden sich 3 Tagschmetterlinge, deren Unterseite ganz silberweiß ist, und die daher vollkommen geschützt sind, wenn sie ruhen. Ein gemeiner afrikanischer Schmetterling (*Aterica meleagris*) setzt sich stets mit zusammengeklappten Flügeln nieder, welche dem Boden seiner Heimat so sehr gleichen, daß man ihn nur mit Mühe unterscheidet, und die Farbe ändert mit dem Boden an den verschiedenen Standorten ab. Exemplare von Senegambien waren mattbräunlich, während der Boden ein etwas rötlicher Sand und eisenschüssiger Lehm ist; die von Kalabar und Kamerun waren hellbraun mit zahlreichen weißen Flecken, und der Boden ist dort ein hellbrauner Lehm mit kleinen Kieselchen und Quarzsandkörnern; an anderen Oertlichkeiten, wo die Farbe des Bodens abweichend war, fand sich auch eine Aenderung der Farbe des Schmetterlings. Hier haben wir also innerhalb einer Art Aenderungen, welche in gewissen Gegenden so spezialisiert wurde, daß sie mit der Farbe des Bodens im Einklang war.

Ich darf darauf verzichten, weitere Beispiele anzuführen. Das Gesagte dürfte mehr als genügend sein, um zu zeigen, wie weitgehenden Farbenanpassungen wir gerade unter den fertig entwickelten Insekten begegnen. Ich verweise für weitere Einzelheiten, abgesehen von der zitierten Literatur, namentlich auf die neuerdings erschienene zusammenfassende ausgezeichnete Darstellung der Mimicry-Lehre von A. Jacobi (171), in der das überreiche Material kritisch gesichtet vorliegt.

b) Erklärungsversuche.

Fast alle bisherigen Darstellungen der Tier- und speziell der Insektenfarben behandeln das Problem ausschließlich vom Standpunkte der Selektionslehre, und es ist die Vorstellung, daß damit eine völlig ausreichende Erklärung der betreffenden Erscheinungen gegeben sei, so tief eingewurzelt, daß die eigentliche Grundfrage, nämlich die Ursache und das Wesen der Variabilität, fast ganz vergessen wurde. Darwin selbst war sich freilich über die Tragweite gerade dieser Frage völlig im klaren und hat mehrfach und mit Nachdruck betont, daß die natürliche Zuchtwahl zwar mit der Variabilität als einer notwendigen Voraussetzung rechne, aber außerstande sei, dieselbe, d. h. also das Zustandekommen des Selektionsmaterials zu erklären. „Einige Schriftsteller“, sagt er an einer Stelle, „haben den Ausdruck natürliche Zuchtwahl mißverstanden oder unpassend gefunden. Die einen haben selbst gemeint, natürliche Zuchtwahl führe zur Veränderlichkeit, während sie doch nur die Erhaltung solcher Abänderungen einschließt, welche dem Organismus in seinen eigentümlichen Lebensbeziehungen von Nutzen sind“, und weiter: „ihre Tätigkeit hängt absolut ab von dem,

was wir in unserer Unkenntnis spontane oder zufällige Variabilität nennen.“ Allerdings ist er, wie Wallace und später namentlich Weismann, der ja von der „Allmacht der Naturzüchtung“ spricht, der Meinung, daß beide gleich wichtig sind, weil beide zusammenwirken müssen. Wie Weismann nach der einen Richtung sicher zu weit gegangen ist und so schließlich zu seiner nicht länger haltbaren Lehre von der Nichtvererbbarkeit erworbener Eigenschaften gelangte, so scheint mir auf der anderen Seite auch die von mehreren neueren Forschern angestrebte extrem Lamarckistische Auffassung einer rein direkten Bewirkung an und für sich nicht ausreichend. (Auch hier möchte ich auf die treffliche Auseinandersetzung Plates l. c. p. 449 verweisen.)

Die Ursachen der Variabilität festzustellen, ist im wesentlichen Gegenstand physiologischer Forschung, denn es handelt sich dabei hauptsächlich um die Untersuchung der Einflüsse (Reize), welche von seiten der Umwelt auf die Organismen ausgeübt werden. Welch günstiges Material gerade die Schmetterlinge mit ihren verhältnismäßig leicht zu beeinflussenden Farbenmustern bieten, wurde im vorhergehenden schon mehrfach hervorgehoben. Sowohl durch Temperatur- wie Nahrungseinflüsse lassen sich experimentell höchst auffallende Veränderungen erzielen, deren Vererbbarkeit in mehreren Fällen über jeden Zweifel festgestellt erscheint. Doch handelt es sich bei allen diesen Versuchen nicht um sympathische (Schutz-)Färbungen der betreffenden Schmetterlinge, sondern um biologisch kaum bedeutungsvolle Zeichnungsänderungen, die aber dennoch für die Theorie der Artbildung von prinzipieller Bedeutung sind. Daß es aber auch möglich ist, auf experimentellem Wege typische Anpassungsfarben (Schutzfarben) zu erzwingen, dafür liefern Raupen und Puppen von Schmetterlingen ausgezeichnete Beispiele. Als bewirkende Ursachen kommt hier einerseits die Nahrung, andererseits die Belichtung in Betracht. Es haben sich bei diesen Versuchen zwei bemerkenswerte Tatsachen herausgestellt, einmal daß Farbenänderungen nur in einem sehr beschränkten Maße möglich sind (wenn man von einigen nicht hinlänglich sichergestellten Fällen absieht), und ferner daß nur die Raupen in einem gewissen Entwicklungsstadium lichtempfindlich sind, nicht aber die Puppen. Man hat an die Möglichkeit gedacht, daß es sich hier um eine Art von Farbenphotographie handle, indessen stehen die Beweise dafür auf schwachen Füßen (vgl. oben). Immerhin ist die Feststellung, daß Licht in gewissen Fällen auf die Pigmentbildung einen maßgebenden Einfluß besitzt, von großer prinzipieller Bedeutung, und gerade für die entwickelten Insekten (Imagines) bleibt, wenn man überhaupt äußeren Einflüssen für das Zustandekommen der zu einer sympathischen (Schutz-)Färbung führenden Veränderungen Bedeutung beimessen will, kaum eine andere Möglichkeit übrig, als Lichteinwirkungen anzunehmen. Die Schwierigkeiten, auf die man aber bei einem solchen Versuche stößt, sind angesichts des völligen Mangels experimenteller Untersuchungen ganz außerordentlich groß. Wie bekannt, schlüpfen eine Menge Insekten (Coleopteren, Hymenopteren, Dipteren) aus der Puppe fast ungefärbt (weißlich) und nehmen erst allmählich die ihnen arteigentümliche Färbung an; dies gilt in gleichem bezüglich der Pigment- wie auch zum Teil der Strukturfarben. Daß aber, soweit es sich um dunkle Pigmente (Melanine) handelt, in erster Linie der Sauerstoff

der Luft beteiligt ist, wurde schon früher ausführlich besprochen. Inwieweit auch die Belichtung, namentlich verschiedenfarbige Lichter, an diesen Vorgängen Anteil haben, ist meines Wissens niemals geprüft worden. CHR. SCHRÖDER (332) hielt Puppen von *Adalia bipunctata* völlig im Dunkeln und erhielt normal gefärbte Käfer mit vielleicht etwas abweichender Farbentönung. Er schließt daraus, daß die Belichtung nicht das bestimmende Agens für die Ausfärbung bildet. Ganz wesentlich verschieden liegen die Dinge bei den hier hauptsächlich in Betracht kommenden Schmetterlingen. Sehen wir ab von den verhältnismäßig wenig zahlreichen Fällen, wo die Puppen völlig frei dem Lichte ausgesetzt sind, so vollzieht sich hier die Farbenentwicklung bei völligem Lichtausschluß, denn einerseits ist die Puppenhülle fast immer dunkel gefärbt und undurchsichtig, und andererseits liegen die Puppen auch meist tief versteckt unter der Erde oder im Laube und sind außerdem durch Kokons lichtdicht abgeschlossen. Dennoch schlüpfen die Schmetterlinge voll ausgefärbt aus. Wenn also dem Lichte ein Einfluß auf die Farbengebung zugeschrieben werden soll, so müßte man entweder annehmen, daß sich ein solcher schon im Raupenstadium auf die embryonalen Flügelanlagen geltend macht, oder man sieht sich zu der nicht eben wahrscheinlichen Voraussetzung gezwungen, daß auch noch die völlig ausgefärbten Flügel (resp. die Schuppen) lichtempfindlich sind. Ehe ich auf das Für und Wider einer solchen Annahme näher eingehe, sei es gestattet, das Wenige, was bisher über den Einfluß der Belichtung auf die Färbung fertiger Insekten bekannt gegeben wurde, kurz zusammenzustellen.

Es ist hier zunächst ganz abzusehen von der oft wiederholten Behauptung, daß die Schönheit und Mannigfaltigkeit der Farbe der direkten Wirkung des Lichtes (und der Wärme) zuzuschreiben sei, eine Ansicht, die ja wohl hauptsächlich der Menge prachtvoll gefärbter Insekten (wie auch Vögel) der Tropen entstammt. Schon WALLACE, wohl einer der berufensten Kenner, hat sich mit Entschiedenheit dagegen ausgesprochen. „Obwohl die Insekten der heißen Zone einige Belege prachtvollster Färbung darbieten, welche in der Natur vorkommt, so sind doch Tausende und Zehntausende ihrer Arten ebenso unscheinbar, wie irgendwelche, die in unserer nebeligen Heimat vorkommen. Die große Familie der carnivoren Laufkäfer (Carabidae) hat ihre am schönsten gefärbten Vertreter in der gemäßigten Zone, während bei weitem der größte Teil der Longicornier (Bockkäfer) und der Rüsselkäfer auch in den Tropen dunkel gefärbt ist. Wenn wir aber Familien nehmen, welche ziemlich gleichmäßig über die Erde verbreitet sind, wie die Pieriden (Weißlinge) oder Spinner, so finden wir keine große Verschiedenheit in der Färbung zwischen denen der gemäßigten und heißen Zone.“ Es wirken bei der unzweifelhaft größeren Farbenpracht vieler tropischer Insekten und namentlich Schmetterlinge so viele Faktoren zusammen, daß es nicht angeht, die Licht- und Wärmewirkung allein dafür verantwortlich zu machen.

Was nun die Versuche betrifft, durch farbige Belichtung von Raupen oder Puppen Farbenänderungen der Schmetterlinge zu erzielen, so wäre zunächst eine Angabe von V. GRABER (l. c.) zu erwähnen, der Raupen von *Van. polychloros* unter gelbem Glas aufzog und dann fand, daß die ausgeschlüpften Falter statt der blauen

schiefergraue Randflecken hatten. Sidebotham (341, 342) experimentierte mit ganz jungen Räupchen des Perlmutterfalters und brachte einen Teil derselben in ein gelbes, einen anderen in ein blaues Glasgefäß, während eine dritte Gruppe sich im normalen Zuchtkäfig befand. Die Schmetterlinge aus dem blauen Gefäß waren im allgemeinen viel kleiner als normal, das Braungelb der Flügel zeigte sich heller, Gelb und Orange lief zusammen. Bei den in gelbem Lichte aufgezogenen Faltern war das Braungelb lachsfarbig, die Marmorierung schärfer und die blauen Zeichnungen am Flügelende schieferfarbig. In der Diskussion über einen Vortrag, den Barrett in der Entomologischen Gesellschaft zu London über den Einfluß des Lichtes auf die Färbung der Schmetterlinge hielt und in dem er über lediglich negative Resultate seiner Versuche berichtete, erwähnte Poulton, daß seine Versuche mit *Gnophos obscurata* positiv ausgefallen seien. Puppen, welche auf Kreide lagen, ergaben helle, solche, welche auf Braunkohle sich befanden, dunkle Falter. Sind die Puppen aber alt, mit welchen dieser Versuch gemacht wird, so ergibt sich keine Aenderung in der Färbung der Imago. Völlig negative Resultate erhielt Merrifield (254). Puppen der Frühlingsgeneration von *Selenia illustraria* wurden in Töpfe gebracht, welche mit purpurroten, blauen, grünen, gelben, orange, roten und farblosen Glasscheiben zugedeckt wurden. Eine Partie befand sich in vollständiger Dunkelheit und eine andere unter dem Einfluß des Lichtes, welches durch eine Lösung von Kaliumbichromat durchging. Alle Serien wurden der Einwirkung direkter Sonnenstrahlen ausgesetzt. Die ausgeschlüpften Falter zeigten in ihrer Färbung keinen merklichen Unterschied. Er stellte auch Versuche mit 7 Puppen von *Melitaea Cynthia* an, die aus ihren Kokons herausgenommen und auf den Boden eines Blumentopfes gebracht wurden. Durch die deckenden Glasscheiben wirkte das direkte Sonnenlicht ein. Weitere 7 Puppen wurden in ihren Kokons in Stanniol gewickelt. Auch hier ergab sich kein Unterschied der Färbung. Ebensowenig konnte Heissler (153), der junge Raupen von *Van. urticae*, *Io* und *Pieris brassicae* etc. unter farbigen Gläsern züchtete, bei den daraus erhaltenen Faltern einen Farbenunterschied bemerken. Auch Blanchard (25) erhielt bei ähnlichen Versuchen an *Vanessa Io* nur negative Resultate. Weismann erhielt von einem Weibchen von *Van. cardui* zahlreiche Eier, die er in drei Gruppen teilte: die erste Gruppe blieb im Dunkeln, die zweite unter blauem und die dritte unter gelbem Licht, in welchem auch die Raupen aufgezogen wurden. Die erhaltenen Schmetterlinge unterschieden sich gar nicht von anderen derselben Gegend, weder in Zeichnung noch in Färbung, nur hatten sie alle relativ viel Blau in den Augenflecken auf der Unterseite der Hinterflügel. Nach Kathariner (182) hat die Entziehung jeglichen Lichtes bei *Vanessa*-Arten, selbst bei der Zucht von der jungen Raupe ab, „keinen nennenswerten Einfluß auf die Farbe und Zeichnung des Schmetterlings“. Er ist der Meinung, daß, wenn in einem oder dem anderen Falle das Licht einen gewissen Einfluß doch ausüben konnte, dies höchstens die Farbe als solche, nie aber die Verteilung der verschiedenen Farben, d. h. die Zeichnung zu beeinflussen vermochte. „Der Grund dafür muß in der Struktur der betreffenden Flügelpartie selbst gesucht werden.“ Diesen zahlreichen negativen Befunden gegenüber müssen einige Beobachtungen der Gräfin Linden (l. c.) hervor-

gehoben werden. Sie erzog Raupen von *Vanessa urticae* und *Io*, die annähernd gleichen Alters waren und die zweite resp. dritte Häutung überstanden hatten, in Glaskästen, deren Scheiben mit Gelatineplatten von roter, grüner oder blauer Farbe beklebt wurden. Eine Raupenserie wurde in völliger Dunkelheit gehalten. Es ergab sich dabei folgendes: Die Veränderungen in der Grundfarbe der Falter, deren Raupen und Puppen rotem Licht ausgesetzt waren, wurden am intensivsten und glänzendsten. Durch Einwirkung grünen Lichtes trat Verdüsterung auf, im blauen Licht und in der Dunkelheit erhielt die Grundfarbe einen helleren Ton (*Van. urticae*). Die Verschiebungen der Flügelzeichnung waren bei derselben Art nicht groß. Die häufigsten Variationen waren 1) Schwinden des vorderen dunklen Seitenrandzellfleckes und 2) Verdüsterung der Flügelspitze durch dunkle Bestäubung der Adern. Die Variation 1 wurde unter rotem Licht gar nicht beobachtet, bei den unter grüner Beleuchtung aufgewachsenen Faltern an einem Zwölftel der Gesamtzahl, bei den unter blauen Strahlen und im Dunkeln entwickelten Faltern an einem Drittel des Versuchsmaterials. Die Variation 2 ist allgemeiner, sie wurde bei $^1/_3$ der ersten, $^1/_4$ der zweiten, nahezu der Hälfte der dritten und $^1/_5$ der vierten Versuchsreihe beobachtet. „Abgeändert sind im übrigen außerdem der schwarze Seitenrand, der bei den Imagines, die sich unter blauer Beleuchtung entwickelt hatten, besonders breit geworden war, die gelben Streifen am Seitenrand, die bei der roten Serie am breitesten sind, die Gestalt der dunklen Binden am Flügelvorderrand, die bei den in der Dunkelheit aufgewachsenen Schmetterlingen in eigentümlicher Weise eingeschnürt erscheinen, und endlich die blauen Flecken am Seitenrande, welche bei den unter blauem Licht gezogenen Faltern in auffallender Weise rückgebildet wurden.“ Bei *Vanessa Io* waren diese Verschiebungen die folgenden: 1) das Auge im Vorderflügel, dessen Außenrand bei Serie 1 durch Schuppen der Grundfarbe vom eigentlichen Augenfleck abgetrennt ist; 2) das blaue Auge im Hinter- und Vorderflügel, das bei den im blauen Licht aufgewachsenen Schmetterlingen am größten, bei denen, die rotem Licht ausgesetzt waren, am kleinsten ist; 3) die Länge und Breite der gelben Binden, die bei den unter blauer Beleuchtung entstandenen Imagines am größten, bei der roten Serie am kleinsten ist. Auch MÜLLENBERGER (267a) berichtet über ein positives Ergebnis bei *Van. urticae*, freilich nicht im Einklang mit den Befunden der Gräfin LINDEN. Er brachte junge Raupen in eine Flasche von dunkelrotem Glas. Der einzige ausschlüpfende Falter war wesentlich dunkler gefärbt. Hinterflügel und das Blau an den Flügelrändern waren tiefschwarz. CHOLODKOWSKY (42, 43) erzog Raupen der gleichen Art in Glaskästen mit doppelten Wänden, in deren Zwischenraum sich Alaunlösung befand. Die äußeren Wände waren (angeblich) monochromatisch rot, blau oder gelb gefärbt. Er erhielt so 87 Schmetterlinge, die sämtlich im allgemeinen die normale Farbenverteilung zeigten, „nur fast ausnahmslos mit starker Neigung zum Vorherrschen der schwarzen Schuppen. Der große schwarze Wurzelfleck und der Randsaum der Vorder- und Hinterflügel waren merklich erweitert, die beiden schwarzen Mittelflecke des Vorderflügels aber besonders groß.“ Diese Variationen waren der Varietät „*polaris*“ sehr ähnlich. Nach diesen Versuchen glaubt er schließen zu dürfen, daß die monochromatische Beleuchtung der Wirkung der erniedrigten Temperatur im ganzen äquivalent

sei. Sehr auffallende Aenderungen der Grundfarbe durch farbige Belichtung der Larven erhielt Rudow (320a) bei Hornissen. Die aus Arbeiterzellen bestehenden Waben wurden in mehrere Teile eingeteilt. Zur Erzeugung des Lichtes diente ein Rumkorffscher Induktor von 8 Volt Spannung und eine Hittorffsche und eine Geisslersche Röhre. Das grüne Licht der ersteren wurde, durch rotes Glas abgedämpft zugeführt, das violette der Geisslerschen Röhre wirkte als solches ein oder wurde durch Kobaltglas geleitet. In den Pausen wurden die Larven dem Einfluß des Tageslichtes durch gefärbte Gläser ausgesetzt. Diese Versuche ergaben anstatt gelb und braunrot gefärbter Wespen bei Bestrahlung mit blauem Licht ganz dunkel gefärbte Exemplare, welche bei einer satten braunroten Grundfarbe kaum Zeichnungen erkennen lassen. Rotes Licht lieferte dagegen hellgelb gefärbte Individuen, deren Zeichnungen sich rot auf gelbem Grunde abhoben. Aus dem mir allein zugänglichen Referat (in Bachmetjews Buch, l. c.) ist nicht ersichtlich, wie eigentlich die Versuche angestellt wurden, und es bleibt daher unklar, was „rotes“ und „blaues“ Licht eigentlich bedeutet; auch ist nicht zu ersehen, ob nur die Larven oder auch die Puppen und das ausgeschlüpfte Insekt bestrahlt wurden.

Das Resultat aller dieser Versuche ist, wie man zugeben muß, wenig befriedigend. Schon die meist ganz ungenügende Methode läßt dieselben nicht geeignet erscheinen, die Frage zu entscheiden, ob und in welchem Sinne durch verschiedene Belichtung die Farbe des Imago verändert wird. Immerhin scheint es, daß ein solcher Einfluß existiert, wiewohl die beobachteten Variationen im allgemeinen nicht solche sind, um von einer Weiterführung der Experimente allzuviel zu erhoffen. Die Mehrzahl der Autoren stimmt darin überein, daß die Färbung von Schmetterlingen keine Abänderung erfährt, wenn die Raupen unter farbigem Lichte erzogen und auch die Puppen unter gleichen Verhältnissen gehalten werden; auch die Dunkelheit hat keinen Einfluß auf die künftige Färbung der Imago.

c) Die Auffassung von Standfuss und Fischer.

Ist nun bei dieser Sachlage eine Einwirkung des Lichtes auf die Färbung ausgebildeter Insekten überhaupt abzulehnen, oder gibt es vielleicht doch eine Möglichkeit, mit einer solchen zu rechnen? Diese Frage ist in neuerer Zeit von Standfuss und namentlich von E. Fischer (83—86) sehr eingehend erörtert worden, und es sind die betreffenden Arbeiten von solcher Bedeutung, daß ihre eingehendere Besprechung hier um so mehr am Platze ist, als sie, wie mir scheint, in den maßgebenden Kreisen nicht die genügende Würdigung gefunden haben. Sie beschränken sich im wesentlichen auf Schmetterlinge, und das mit gutem Grunde, denn diese liefern die zahlreichsten und merkwürdigsten Beispiele einer offensichtlich von der Umgebung beeinflußten Färbung und Zeichnung, deren Zustandekommen ohne irgendwie geartete Mitwirkung des Lichtes schwer denkbar ist. Ich beziehe mich dabei natürlich in erster Linie auf die sympathischen (Schutz-)Farben, aber auch sonst liefern die Schmetterlinge eine überreiche Menge von Beispielen, die zu der Annahme einer direkten Lichtwirkung auf den schon fertigen Falter geradezu zu zwingen scheinen. Es muß aber gleich von vorneherein betont werden, daß es, soviel ich weiß, bisher in keinem einzigen Falle

möglich gewesen ist, durch direkte Beobachtung eine durch Licht bewirkte Veränderung der Farbe eines ausgeschlüpften Schmetterlings festzustellen. Auch ist es ja hinreichend bekannt, daß diese Insekten völlig ausgefärbt ihre Puppen verlassen, und daß nachher während des Trocknens und der Entfaltung der Flügel keinerlei Veränderungen mehr zu beobachten sind, wie es bei anderen Insekten (Käfern, Hymenopteren, Dipteren) wohl der Fall ist. Es besteht daher zwischen den beiden ersten Entwicklungsstadien (Raupe, Puppe) und der fertigen Imago ein sehr bemerkenswerter Gegensatz hinsichtlich der experimentell möglichen Beeinflussung durch Lichtreize irgendwelcher Art. Wenn nun demungeachtet von seiten der obengenannten ausgezeichneten Lepidopterologen mit großer Entschiedenheit eine maßgebende Bedeutung des Lichtes für die Farbe und Zeichnung der Schmetterlinge behauptet wird, so kann es sich ähnlich wie bei der Selektionstheorie nur um einen Schluß aus dem Gewordenen auf das Werden handeln, d. h. man rechnet mit der Hypothese, daß das Licht im Laufe der phyletischen Entwicklung ganz allmählich und in kleinen, im Individuum unmerklichen Schritten zu der für die betreffende Art charakteristischen Färbung und Zeichnung geführt hat; das Wesentliche und ich möchte sagen Physiologische dieser Auffassung liegt aber in der Annahme einer direkten, von Variation und Selektion unabhängigen Bewirkung. Denn wenn auch eine Mitwirkung der Naturauslese wenigstens in den Fällen, wo es sich um ausgeprägt sympathische (Schutz-)Färbungen handelt, gewiß nicht ausgeschlossen werden kann und soll, so wird doch gerade auf nicht selektionsfähige Färbungen das größte Gewicht gelegt. Es kann nun selbstverständlich gar nicht davon die Rede sein, daß das Licht die Entstehung der Pigmente bedingt, denn dies erscheint ja schon durch ihre chemische Natur, von der wir allerdings nur in einigen Fällen nähere Kenntnis haben, ausgeschlossen, auch sind ja wenigstens für die Vanessen Beziehungen der Schuppenfarbstoffe zu dem Nahrungspigment (Chlorophyll), in anderen Fällen (Pieriden) zu gewissen Exkretstoffen (Harnsäure) bekannt; es könnte sich also höchstens um eine nachträgliche Modifikation der schon in den Schuppen abgelagerten Pigmente handeln, eine Annahme, die, da sie sich im Individuum nicht nachweisen läßt, um so bedenklicher erscheint, als sie die weitere Voraussetzung notwendig macht, daß die durch Bestrahlung der fertig ausgefärbten Flügel bewirkten unmerklichen Veränderungen sich nun als „erworbene Eigenschaften" erblich übertragen und so im Laufe der Generationen fixieren. Ich muß gestehen, daß ich bei aller Neigung, direkter Bewirkung bei der Farbengebung der Insekten eine ausschlaggebende Bedeutung zuzuerkennen, doch und zwar gerade vom physiologischen Standpunkte aus große Bedenken trage, mich E. Fischer und Standfuss ohne weiteres anzuschließen, wie dies neuerdings Fuchs (102) getan hat. Ehe ich aber die Gründe näher darlege, erscheint es bei der Wichtigkeit und prinzipiellen Bedeutung der Frage vor allem notwendig, die allerdings sehr bestechenden Tatsachen kennen zu lernen, auf welche sich jene Theorie stützt. Hören wir zunächst, was Standfuss zu sagen hat: „Es zeigt sich da bei Beobachtung der lebenden Tiere, daß die im Zustande der vollkommenen Ruhe dem Lichte ausgesetzten Teile des

Körpers und der Flügel gleichartige Färbung besitzen; hingegen weisen die in der Ruhe gedeckten Teile überwiegend eine von jener Färbung abweichende auf, und zwar sind die infolge der Lebensgewohnheit der Art dem Lichte zugekehrten Teile des Körpers und der Flügel verschwommen und matt gefärbt, während dem Licht ausgesetzte Teile weniger indifferente, schärfer charakterisierte Färbung und Zeichnung aufweisen." Da verschiedene Insekten die Flügel in der Ruhe verschieden tragen, so ist auch das Ruhekleid in seinen Färbungsverhältnissen ein sehr verschiedenes. Eine Fülle von Beispielen, welche Standfuss anführt, scheinen in überzeugender Weise die Wirkung des Lichtes auf Färbung und Zeichnung der fertigen Imago darzutun. Dies würde aber, wie man leicht sieht, noch lange nicht ausreichen, um eine direkte Bewirkung wirklich zu beweisen. Viel schwerer wiegen die Tatsachen, auf welche zuerst Fischer aufmerksam gemacht hat, ein Autor, dessen Urteil um so beachtenswerter erscheint, als er selbst früher entschiedener Gegner Lamarckscher Gedanken war und außerdem sowohl in dem Gebiete der systematischen wie der experimentellen Insektenkunde als Autorität anerkannt ist. Als erste Tatsache erwähnt er Tagfalter, welche weder auf der Ober- noch auf der Unterseite irgendwelche Anzeichen von Schutz- oder Trutzfärbung zeigen, deren Unterseite ferner zwar die gleiche oder doch fast gleiche Färbung und Zeichnung aufweist, wie die Oberseite, aber gegenüber der letzteren doch sichtlich schwächer, matter und unvollendeter erscheint (*Pap. Podalirius*, *Machaon, Elexanor,* die meisten Parnassier, wie *Apollo, Delius*, *Mnemosyne, Aporia crataegi,* von Exoten manche *Ornithoptera*-Arten, ferner *Pap. Hector, aristolochiae, Lycimenes, montezuma*), immerhin recht wenige gegenüber dem ungeheuren Heer der übrigen Tagfalter, die auf der Unterseite eine gegenüber der Oberseite gänzlich andere und zwar sympathische Färbung aufweisen. Bei jenen Ausnahmen „zeigt daher die Oberseite, um einen sehr passenden Ausdruck des Photographen zu gebrauchen, gegenüber der Unterseite mehr Deckung, oder umgekehrt, die Unterseite ist etwas flauer als die Oberseite". Da in diesen Fällen Selektion gar nicht in Frage kommen kann, so ergibt sich nach Fischer als Ursache der oft nur äußerst geringfügigen Differenzen beider Flügelflächen lediglich der Umstand, „daß die Oberseite bei diesen am Tage fliegenden Faltern dem Sonnenlicht mehr zugewendet ist und daher stärker bestrahlt wird, als die mehr abwärts gerichtete Unterseite". Es ist bemerkenswert, daß sich auch hinsichtlich ihrer Lebensgewohnheiten diese Schmetterlinge von dem großen Heer der unten sympathisch gefärbten Tagfalter unterscheiden. Während diese ihre Flügel nach dem Niedersitzen meist sehr rasch nach oben zusammenklappen, tragen jene sie immer halb entfaltet, so daß Ober- und Unterseite auch im Sitzen annähernd gleich stark, die Oberseite aber immerhin etwas intensiver vom Sonnenlichte getroffen wird.

Als ein geradezu von der Natur angestelltes Kontrollexperiment zugunsten seiner Ansicht bezeichnet Fischer das Männchen von *Ornithoptera Brookeana.* von Borneo. Hier erscheint der Innenrand des Hinterflügels nach oben umgeschlagen, so daß ein Teil der Unterseite nach oben gekehrt erscheint. Es ist nun höchst auffallend, daß gerade nur diese nach oben gekehrte kleine

Partie der Unterseite die gleiche gesättigte tiefschwarze und metallgrüne Farbe angenommen hat, wie die ganze übrige Oberseite des Hinterflügels. Analog erklärt FISCHER auch die mattere Färbung des Hinterflügelvorderrandes, der bei einer großen Zahl von Tagfaltern vom Vorderflügelinnenrande überdeckt wird. (Besonders bei indischen *Euploea-* und *Isamia*-Arten.)

Drei Tatsachen sind es, die bei einer theoretischen Betrachtung der Schmetterlingsfarben die Aufmerksamkeit in erster Linie in Anspruch nehmen: erstlich die bei den meisten Tagfaltern so auffallend glänzendere Färbung der Flügeloberseite im Gegensatz zu der matten und oft düsteren der Unterseite, zweitens die oft so überraschend ausgeprägte Schutzfärbung der letzteren und endlich drittens die in vielen Fällen nicht minder in die Augen springende Verschiedenheit in der Farbe der Vorder- und Hinterflügel. Alle diese Erscheinungen sind bisher als durch Selektion entstanden gedeutet worden (Schmnckfarben, Schreck- oder Trutzfarben und Schutzfarben). Man kümmerte sich dabei nicht viel um die erste Entstehung solcher schmückender, schreckender oder schützender Merkmale, indem man eine regellose oder in gewissen Bahnen verlaufende Variabilität im Sinne DARWINS als gegeben annahm. Gerade diese Frage des ersten Auftretens solcher Färbungen in einem „selektionsfähigen" Maße ist es aber, die vom physiologischen Standpunkte aus beantwortet werden muß, wenn wir die Entwicklungslehre wirklich als eine befriedigende Erklärung jener Tatsachen betrachten wollen. Die bereits angeführten Beispiele scheinen in der Tat für den Einfluß der Belichtung als bewirkender Ursache zu sprechen, indessen ist damit das Material, welches FISCHER für diese seine Ansicht ins Feld führt, keineswegs erschöpft, sondern es lassen sich noch viel merkwürdigere Fälle aufzeigen.

Es sind eine Menge Schmetterlinge bekannt, bei welchen die Oberseite der Vorderflügel in ganz ähnlicher Weise protektiv gefärbt erscheint, wie bei anderen die Unterseite beider Flügelpaare, während die Hinterflügel oben durch höchst auffallende und glänzende Farben ausgezeichnet sind (*Arctia-*, *Deilephila-* und *Catocala*-Arten, ferner unter den Noctuiden *Agrotis comes*, *pronuba* und besonders *fimbria*; ferner die exotischen Formen *Phyllodes fasciata* und *Verhuelli*). Während die unten schützend gefärbten (Tag-)Falter in der Ruhe die Flügel nach oben zusammenklappen, haben jene anderen die Gewohnheit, die lebhaft gefärbten Hinterflügel beim Niedersitzen zu decken (Ordensbänder, Bärenspinner). Nun gibt es aber bei diesen Fälle, wo auch die Unterseite der oben protektiv gefärbten Vorderflügel ganz ähnlich lebhaft gefärbt und fast gleich gezeichnet erscheint, wie die Oberseite der Hinterflügel, obschon sie niemals sichtbar wird. Dies ist z. B. der Fall bei *Arctia purpurata* (Fig. 19). Die in der Ruhe von den hellschwefelgelben Vorderflügeln bedeckten Hinterflügel sind, von kleinen schwarzen Flecken abgesehen, oberseits intensiv rot und werden von dem in seiner Tagesruhe gestörten Falter sofort durch starkes Vorziehen der Vorderflügel möglichst sichtbar gemacht und unter verschiedenen wippenden Körperbewegungen dem Angreifer zugekehrt. FISCHER ist daher mit STANDFUSS geneigt, diese lebhafte Färbung als „Schreckfarbe" zu deuten, während die Farbe der Oberseite der Vorderflügel trotz ihrer Lebhaftigkeit doch protektiv zu wirken vermag,

indem sie dem Schmetterling in dem Gewirr von Grün und Gelb des Grases, an dessen Grund er sich bei Tage aufhält, hinreichenden Schutz gewährt. Wenn man so vom selektionistischen Standpunkt aus eine Deutung der Farben der Oberseite gegeben zu haben glaubt, so scheitert eine solche sofort, wenn man die Unterseite betrachtet. Hier findet sich an den Vorderflügeln ein nach außen scharf begrenztes rotes Feld, das gerade so weit reicht, als dieselben von den Hinterflügeln in der Ruhe gedeckt sind. Einer ganz analogen Erscheinung begegnen wir bei manchen *Catocala*-Arten, deren Vorderflügel oben in ausge-



Fig. 19. *Arctia purpurata.* a Oberseite, b und c Unterseite. (Nach E. Fischer.)

zeichneter Weise Schutzfärbung zeigen. Bei *C. Helena* zeigt nicht nur die Hinterflügelunterseite ganz dasselbe Farbenmuster, wie deren Oberseite, sondern auch die Vorderflügelunterseite ist dieser nicht nur in der Farbe, sondern sogar in der Zeichnung überraschend ähnlich, ja teilweise gleich, nur ist die letztere entsprechend der bedeutenderen Länge der Vorderflügel auseinandergerückt (Fig. 20). Es kann demnach diese Uebereinstimmung auch nicht eine Art von Abdruck (Abklatsch) sein, denn sonst müßten sich die dunklen Binden in der Ruhestellung der Flügel decken, was nicht der Fall ist. Dem-



Fig. 20. 1 *Catocala nupta.* Oberseite in Ruhestellung. 2 *Catocala helena.* Oberseite mit ausgespannten Flügeln. 3 *Catocala helena.* Unterseite mit ausgespannten Flügeln. (Nach E. Fischer.)

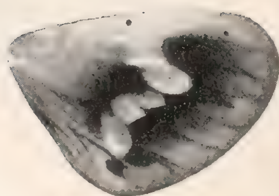
gegenüber hat bereits Chr. Schröder (333), und wie mir scheint, mit Recht, darauf hingewiesen, daß ein solches „Durchfärben der Muster" tatsächlich vorkommt. Ich habe schon früher (p. 1733) erwähnt, daß Fischer selbst beobachtete, wie das Muster der Vorderflügel von *Van. Io* sich unter Umständen in der Chitinschale der Puppenflügelscheide kopiert findet. Osk. Schultz hat eine Monstrosität von *Neuronia cespitis* beschrieben, bei welcher die Zeichnung der Vorderflügeloberseite auf der Oberseite der Hinterflügel wiederholt ist. Es kommt aber nach Schröder auch vor, daß umgekehrt die Färbung der Unterseite deutlicher hervortritt (*Eupithecia oblongata*). Cholodkovsky (43) endlich zog Formen von *Vanessa urticae*, bei welchen die Schutzfärbung der Unterseite mehr oder minder ausgeprägt dem Farbenmuster der Oberseite gewichen war. Daß sich die Färbungen der Ober- und Unterseite nicht genau decken, läßt sich nach Schröder „als Folge des ontogenetisch erst nachträglichen Aneinanderlegens der beiden Lamellen verstehen. Die lebhaftere oberseitige Färbung wird im übrigen allerdings mit der ausgiebigeren Bestrahlung, aber im Sinne des Wärmebedürfnisses der Träger zu begreifen sein. Die mattere Unterseite würde demnach die ursprünglichere, aber vielleicht auch sekundär für eine erhöhte Wärmeaufnahme modifizierte Färbung angeben" (Ch. Schröder). Wenn aber derselbe Forscher seine Wärmetheorie der sympathischen Färbungen (vgl. oben p. 1747) auch auf die übrigen von E. Fischer herangezogenen Beispiele anwenden möchte, so kann ich ihm hierin nicht folgen. Es erscheint doch wohl ganz unmöglich, die glänzend grüne Oberflächenfärbung des nach oben umgeschlagenen Hinterflügelstückes bei *Ornithoptera Brookeana* daraus erklären zu wollen, „daß jener Teil durch Entziehung des mindestens überflüssigen, vielleicht durch zu große Wärmebindung von störendem Einfluß gewordenen (schützenden) Pigmentes (der Unterseite) in die ursprünglichere Prägung zurückgefallen ist". Zur Erklärung dieses Satzes muß bemerkt werden, daß Schröder die Färbung der Unterseite der Tagfalter als die sekundäre der Wärmeabsorption angepaßte ansieht, während sich die Farbe der Oberseite im ursprünglichen Zustande erhalten hat (? B.). Die *Phyllodes* sind eine eigentümliche Gattung sogenannter Blattschmetterlinge (Nachtfalter). Sie ahmen mit der Oberfläche ihrer Vorderflügel täuschend ein dürres Blatt nach (während die bekannten *Kallima* als Tagschmetterlinge die Unterseite in gleicher Weise gefärbt zeigen). Die Hinterflügel tragen oben auf schwärzlichem Grunde einen gelben oder roten oder rotweißen augenartigen Fleck, bei *Ph. fasciata* eine gelbe Querbinde. Sowohl bei *Catocala Helena*, wie bei den *Phyllodes* und bei *Agrotis fimbria* bemerkt man nun auf der Unterseite, daß die Spitze sowie der Vorder- und Außenrand der Vorderflügel und ein bei den verschiedenen Arten verschieden großes vorderes Feld der Hinterflügel die gleiche und von der übrigen Färbung der Unterseite ganz abweichende, dagegen derjenigen der Vorderflügeloberseite gleichsinnige, mithin derjenigen der Umgebung (Unterlage) gleiche, also sympathische Färbung zeigt.

„Ganz besonders auffallen muß nun aber, daß die hintere Partie der Hinterflügelunterseite ganz dieselbe bunte Färbung zeigt wie die Oberfläche, und wir werden zunächst vermuten dürfen, daß nicht nur die letztere, sondern auch die erstere durch plötzliche Belichtung entstand, denn eine solche

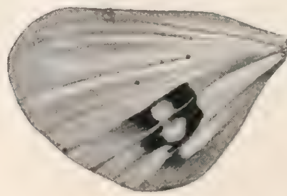
findet auch an dieser Stelle wirklich statt, wie folgende Beobachtung zeigt: Lassen wir sämtliche Flügel in die Lage der permanenten Ruhestellung allmählich zurückgleiten (Fig. 21), so verschwindet nicht nur das bunt gezeichnete innere Feld der Vorderflügelunterseite durch Deckung mittels der Hinterflügel, sondern es wird nun auch die im hinteren Teil der Hinterflügelunterseite sich findende grelle und der Oberseite gleiche Färbung und Zeichnung vollkommen geborgen, und zwar durch fächerförmiges Zusammenfalten dieses hinteren Flügelteiles und inniges Anschmiegen desselben an den Hinterleib" (Fischer). Es muß noch besonders betont werden, daß die schutzfarbigen Teile der Vorder- und Hinterflügelunterseite (bei *Agrotis fimbria* und *Phyllodes*) fast haarscharf gegen die lebhaft gefärbten Partien abgegrenzt erscheinen, so daß die bunte Färbung an die in der Ruhe gänzlich gedeckten Teile gebunden ist. So fehlt bei *Phyllodes Verhuelli* unterseits das äußere Drittel des karminroten Fleckes, bei *fasciata* der weitaus größte äußere Teil der ockergelben, schwarz umrahmten Querbinde,

A





a



b

B



Fig. 21. *Phyllodes Verhuelli* VOLL. A Oberseite geöffnet und in Ruhestellung. B *Phyllodes Verhuelli.* Unterseite geöffnet und in Ruhestellung. a Hinterflügel von *Phyllodes fasciata* (MOORE) von oben. b Hinterflügel von *Phyllodes fasciata* von unten. (Nach E. FISCHER.)

und „dies offenbar deshalb, weil jene Stellen nicht mehr in die Faltung miteinbezogen werden, sondern flach und unbedeckt liegen". „Denken wir uns nun einen solchen Falter in seiner Tagesruhe irgendwie gestört, so wird er plötzlich seine Flügel auseinanderschnellen, dabei wird nun nicht bloß die vom Hinterflügel überlagerte Stelle des Vorderflügels entblößt, sondern es wird jetzt, worauf es besonders ankommt, auch der in Falten gelegte Abschnitt augenblicklich auseinandergezogen (entfaltet) und erfährt dabei eine plötzliche Belichtung" (FISCHER). Auch STANDFUSS hat als Ursache für die bunte Färbung in solchen Fällen eine plötzliche Belichtung angenommen, aber die von ihm als Beweismittel herangezogenen Beispiele sind nach FISCHER nicht ganz einwandsfrei, indem einmal die bunte Färbung nicht scharf genug begrenzt ist und anderseits die Färbung der Vorderflügelunterseite in seinen Beispielen zufolge des besonderen Ruheplatzes dieser Falterarten als Schreckfarbe wirken könnte. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den von FISCHER angeführten Fällen. Hier sind die Flügelunterseiten in der Ruhe gar nicht sichtbar. Wenn sich dennoch partiell eine ausgesprochene Schutzfärbung zeigt, so kann von einer Nützlichkeit keine Rede sein, also entfällt auch das Selektionsprinzip für ihr Zustandekommen als ursächliches Moment. (Wollte man selbst zu der Annahme greifen, daß diese sympathischen Färbungen zunächst rein zufällig auftraten — die Selektion rechnet ja mit zufällig auftretenden Variationen der Färbung — dann wäre ganz unverständlich, weshalb sie gerade nur an den in Ruhe nicht gedeckten Teilen der Unterseite zufällig erschienen und teilweise

haarscharf gegen die bedeckten Stellen abgegrenzt sind.) Ebensowenig können die bunten Farben der Unterseite als Schreckfarben gedeutet werden, denn sie bleiben beim Aufgeschrecktwerden gegen die flache Unterlage gerichtet. Daß geschlechtliche Zuchtwahl (wohl der schwächste Punkt der Darwinschen Lehre) hier nicht in Betracht kommt, bedarf wohl kaum der Erwähnung.

Fischer macht weiter aufmerksam auf gewisse Falter, welche die Hinterflügel ebenfalls, aber nur sehr wenig falten und, wenn sie während des Tages gestört werden, die Flügel nur sehr wenig und langsam lüften oder dies ganz unterlassen (*Protoparce convolvuli, Pachypara otus, Dendrolimus pini*), „und es ist nun verblüffend genug, wie bei diesen einmal die Hinterflügeloberseite jeder irgendwie bunten (Schreck-)Färbung völlig entbehrt und sodann die durch Faltung und Deckung verborgenen Stellen der Unterseite äußerst fahl erscheinen, die nicht verborgenen dagegen bereits eine ganz minimale sympathische Färbung (Sprengelung) zeigen". Selektion und primäre Zweckmäßigkeit werden ferner nach Fischer „als Urheberinnen der Schreckfärbung der Ober- und der gleichen bunten Färbung der Unterseite der Hinterflügel noch durch eine ganz besondere höchst frappante Erscheinung gänzlich zurückgewiesen: Es existieren nämlich mehrere Noctuiden (*Agrotis* und *Catocala*-Arten), auf deren Hinterflügeln oberseits die kontrastreiche Färbung infolge Verdrängung der bunten (weißen, blassen, gelben oder roten), durch Ueberhandnahme der schwarzen Farbe entweder im Abnehmen begriffen erscheint oder schon total ausgelöscht ist (wie bei einigen nordamerikanischen Ordensbändern), auf deren Unterseite dagegen nicht die durchweg schwarze Färbung besteht, wie auf der Oberseite, sondern von helleren Binden und Flecken mehrfach durchbrochen wird; es besteht also unterseits Kontrastfärbung. Also: Die Oberseite der Hinterflügel könnte eine Schreckfärbung beim Gestörtwerden leicht zur Geltung bringen, besitzt aber keine — die Unterseite dagegen besitzt eine kontrastreiche zum Abschrecken geeignete Färbung, vermag sie aber dem Störenfried nicht sichtbar zu machen." (Fischer.) Fischer will nun diese merkwürdigen Erscheinungen dadurch erklären, daß er annimmt, es „bildeten sich infolge der plötzlichen Belichtung Kontraste aus, indem neben der bunten Farbe fast ausnahmslos die schwarze auftritt, diese ist nun aber als eine hochentwickelte weil offenbar kompliziertere (? B.) aufzufassen. Sind nun einmal Kontraste infolge der plötzlichen Belichtung herausgebildet, so können sie gewiß als Schreckmittel sehr gut Verwendung finden und deshalb durch Selektion nunmehr begünstigt werden. Da aber die plötzliche Belichtung immer wieder stattfindet, so wird die schwarze Farbe immer mehr zunehmen und zuletzt die andere (bunte) verdrängen, und da diese Beleuchtung auf der Oberseite naturgemäß etwas intensiver ist als auf der Unterseite der Hinter- (und auch der Vorder-)Flügel, so muß die totale Schwarzfärbung oberseits früher vollendet sein als unterseits und damit wird uns jetzt verständlich, weshalb bei einigen amerikanischen *Catocala*-Arten die Unterseite noch mehr oder weniger starke Kontraste, oft nur noch verschleierte Spuren eines solchen zeigt, während die Oberseite einfarbig dunkel erscheint, oder richtiger gesagt, schon

längst einfarbig geworden ist, und damit ihr Schreckvermögen eingebüßt hat. Die Selektion spielt eben keine so große Rolle oder besitzt keine so bedeutende Macht, um einmal kontrastreich gewordene Zeichnungen auf dem günstigen Stadium zu erhalten und damit die weitere verändernde Einwirkung des Lichtes (der plötzlichen Beleuchtung) zu paralysieren. Ja gerade dadurch, daß diese bunten Färbungen öfters einen Feind abschrecken und die betreffenden Individuen so eher zur Fortpflanzung erhalten bleiben, findet das Licht Zeit und Gelegenheit, durch Einwirkung auf die weiteren Generationen sein Werk im Sinne einer zunehmenden Schwärzung fortzusetzen und tilgt so schließlich die Schreckfärbung aus.“ (Fischer.)

Wie die vorstehenden Betrachtungen Fischers zeigen, ist er zwar der Meinung, daß sowohl sympathische (Schutz-)Färbungen der Unterseite und der Flügeloberfläche, wie auch die lebhaften Farben der Hinterflügel und in gewissen Fällen der Unterfläche durch direkte Lichtwirkung zustande gekommen sind, sieht sich aber doch genötigt, einen Unterschied in der Art der Bewirkung in beiden Fällen anzunehmen. Bereits bei Standfuss finden wir die Ansicht, daß die (nützliche) sympathische Färbung der Oberseite der Vorderflügel bei vielen Nachtfaltern und die gleiche Farbengebung der Unterseite beider Flügelpaare bei zahlreichen Tagfaltern nur an dem Ruhekleid (Haltung der Flügel in der Ruhe) des Falters entstanden sein könne. Fischer glaubt nun zeigen zu können, daß gewisse Färbungen auf der Oberseite einiger Tagfalter und der verborgenen Unterseite bei Heteroceren mit Bestimmtheit auf die Haltung der Flügel im Fluge und vorübergehender, bzw. permanenter Ruhe zu beziehen sind, die deshalb und weil sie einen Nutzen nicht bieten, nur am lebenden fertigen Falter einzig und allein (? B.) durch Lichtwirkung entstanden sein können. „Eine andere Auslegung ist und bleibt da (wie er meint) durchaus ausgeschlossen, mag man die Sache wenden wie man will.“ „Was speziell die sympathische Färbung, soweit sie sich auf der Unterseite der Heteroceren (Nachtfalter wie *Agrotis fimbria*, *Phyllodes*-Arten) findet, betrifft, so werden wir uns dieselbe entstanden denken auf Grund der während der Tagesruhe stattfindenden langdauernden Beleuchtung durch die von der Unterlage reflektierten Lichtstrahlen, denn wenn der Falter die Flügel nicht einmal mehr oder weniger parallel zur Unterlage trägt (wie etwa *Agrotis fimbria*), sondern dieselben dachförmig nach unten legt und sie sogar an die Unterlage anpreßt (wie *Catocala*-Arten und viele Spanner), so dringt eben doch von vorn und hinten Licht, wenn auch in geringem Maße, unter den Falter und so werden dann die von der Unterseite reflektierten farbigen Strahlen die ungedeckten und nicht gefalteten Stellen der Flügelunterseiten treffen.“ Als „weiteren treffenden Beweis“ für die direkte Bewirkung der Schmetterlingsschutzfarben durch die Belichtung führt Fischer noch folgendes an: „Es schlagen bekanntlich die sympathisch gefärbten Tagfalter in der vorübergehenden und dauernden Ruhe die Flügel über dem Rücken zusammen; diese stehen also annähernd rechtwinklig auf der Unterlage kehren so die Unterseite nach außen und setzen sie damit der Beleuchtung aus. Nun ist es auffallend, daß besonders bei denjenigen Arten, welche die Schutzfärbung unten noch nicht vollkommen ausgebildet zeigen, die sympathische Färbung um so intensiver ist, je näher der

Unterlage die betreffende Flügelstelle sich befindet. Die dieser beinahe anliegende Gegend des Analsaumes (der Hinterflügel) ist bei solchen Arten stets weitaus am kräftigsten sympathisch gefärbt; gegen die mehr davon abliegende Apikalfläche der Hinterflügel hin nimmt die Kraft bereits merkbar ab und ist auf dem am weitesten entfernten Apex der Vorderflügel nur noch in schwachem Grade vorhanden“ (*Argynnis paphia, Pieris-* und *Colias*-Arten). Es würde sich also hier nach Fischers Auffassung in der Tat um eine Art von „Farbenphotographie“ handeln.

In einem merkwürdigen Gegensatz zu dieser Ansicht daß langandauernde mehr gleichmäßige Belichtung die sympathische Färbung mit ihren meist dunklen und düsteren Tönen (als bemerkenswerte Ausnahme sei unter anderem an *Thecla rubi* erinnert) hervorbringt, steht nun die weitere Behauptung, daß kurzdauernde und plötzliche Belichtung für die Entstehung der grellen Farben, welche als Schreckfärbung gedeutet worden sind, verantwortlich gemacht werden. Ich muß offen gestehen, daß gerade dieser Punkt der Fischerschen Theorie mir große Bedenken erweckt und ich war einigermaßen überrascht, daß gerade von physiologischer Seite dieser Auffassung volle Zustimmung entgegengebracht wurde. Fuchs (102) hält eine solche Annahme nicht nur für zulässig, sondern „nach Fischers überzeugenden Untersuchungen für gewiß“. Er erblickt darin einen weiteren Beweis für eine spezifisch differenzierende Kraft periodischer und konstanter Reize, sowie für die von ihm angenommene spezifisch differenzierende Kraft der Reizintensitäten. „Wenn man“, sagt er, „mit Fischer annimmt, daß zum Zustandekommen der grellen Schreckfarben eine plötzliche Belichtung notwendig ist, so würde damit ihr verschiedener Ton noch nicht ohne weiteres erklärt. Dazu bedarf es noch eines bestimmten Faktors, wenn wir nicht mit dem blinden Zufall rechnen oder zu einer planmäßig schaffenden Allmacht unsere Zuflucht nehmen wollen. Sowohl aus den Versuchen von Standfuss wie aus jenen von Fischer geht hervor, daß Licht von verschiedener Wellenlänge eine verschiedene Färbung hervorzurufen vermag (für ausgeschlüpfte Falter ist meines Wissens ein solcher Beweis bisher nicht geliefert worden B.). Da aber in der Mehrzahl der Fälle bei den verschiedenen Schmetterlingen die plötzliche Belichtung der bedeckten Teile nicht mit monochromatischem Licht erfolgt, sondern es sich dabei zumeist um diffuses Tageslicht handelt, so muß man noch besondere Bedingungen für die Entstehung der verschiedenen Farbentöne ausfindig machen.“ Fuchs glaubt nun, daß die folgende Ueberlegung vielleicht geeignet scheint, auf die richtige Spur zu leiten: „Im sogenannten weißen Tageslicht sind die einzelnen farbigen Anteile in verschiedener Menge enthalten und außerdem haben sie eine verschiedene Helligkeit. Man kann sich deshalb vorstellen, daß je nach der Dauer der Belichtung verschiedene Farbenstrahlen auf das Objekt zur Wirksamkeit gelangen, bei kürzerer Belichtung könnten dann nur die am stärksten wirksamen bei längerer Belichtungsdauer auch die weniger intensiv wirkenden Farbenstrahlen einen Einfluß ausüben. So würde die verschiedene Farbentönung als durch äußere mechanische Ursachen bedingt verständlich werden, die einfach durch die Art und Weise der Flügelhaltung in der Ruhe und während des Fluges (Segeln

oder Flattern, Dauer der Flügelschläge) bedingt wäre. Es wäre das entwickelte Prinzip auch eine Art Farbenphotographie, nur würde es sich dabei nicht um gefärbtes (monochromatisches), sondern um das farblose Tageslicht handeln, von dem je nach Umständen verschiedenfarbige Lichter zur Wirkung kommen. Eine solche Hypothese ließe sich noch viel weiter ausspinnen, weil durch Mischung der verschiedenn wirksamen Farbenstrahlen alle Farben bis zum Weiß oder Schwarz, je nach ihrer Helligkeit erzeugt werden können. Daß auch die Helligkeiten und nicht nur die Wellenlängen des Lichtes für die Art und den Umfang der chemischen Umwandlungen von Bedeutung sind, darüber kann heute kein Zweifel bestehen. Allerdings könnte man auf Grund dieser Anschauung die Entstehung der sympathischen Färbung mit dem Ueberwiegen von Grau und Schwarz nur als einen Spezialfall dieser Art ansehen, indem die Dauer der Flügelhaltung in einer bestimmten Stellung (Ruhestellung) sehr lang wird, so daß alle die verschiedenfarbigen Lichter des homogenen weißen Tageslichtes zur Wirkung gelangen und so synthetisch eine Substanz erzeugen, welche mehr oder weniger intensiv weiß erscheint. In diesem Falle würde also die sympathische Färbung wohl durch die lang andauernde Beleuchtung zu erklären sein, aber es würde sich dann nicht mehr um einen prinzipiellen Unterschied zwischen der Wirkung eines periodischen und konstanten Reizes in dem von mir (Fuchs) für die histologischen Elemente (Muskel und Bindegewebe) angenommenen Sinn handeln.“ (Fuchs.)

Ich gebe zu, daß man sich die Dinge vielleicht so denken könnte, wenn die Fischersche Theorie wirklich schon als bewiesen gelten dürfte. Da dies aber meiner Meinung nach keineswegs der Fall ist, so enthalte ich mich vorläufig jeder Kritik und verweise auf die später folgenden kritischen Bemerkungen zu Fischers Lehre, denn mit dieser steht und fällt auch die Deutung von Fuchs. Zur Vervollständigung der Darstellung muß ich noch mit ein paar Worten auf Fischers Erklärung der Zeichnung mimetischer Schmetterlinge eingehen, denn nicht nur in der Farbe erscheinen Insekten in unzähligen Fällen ihrer Umgebung angepaßt, sondern bekanntlich auch in der Art des Farbenmusters sowie auch in der äußeren Form. Solche Fälle täuschender „Nachahmungen“ beziehen sich ferner nicht nur auf leblose Objekte, sondern auch auf Tiere, die mit den Nachahmern nicht die geringste Verwandtschaft zeigen (Mimicry im engeren Sinne). Beispiele anzuführen erübrigt sich mit Rücksicht auf das schon erwähnte treffliche Buch Jacobis (l. c.).

Betrachtet man einen Fall, wie etwa den der berühmten und so oft besprochenen Blattschmetterlinge (*Kallima*, *Phyllodes* u. a.), so möchte es wohl scheinen, daß eine derartige verblüffende Uebereinstimmung in Form, Farbe und Zeichnung mit einem Blatte kaum anders als durch eine Reproduktion auf farbenphotographischem Wege erklärbar sei und doch erscheint eine solche Annahme gerade hier absolut unmöglich. Dies ist natürlich auch Fischer vollkommen klar. Die Hauptschwierigkeit liegt ja wieder darin, daß der fertige Flügel der Imago die photographische Platte bilden müßte, auch erscheint es absurd anzunehmen, daß sich ein solcher Schmetterling (etwa eine *Kallima*) zwischen zwei völlig

identischen, welken Blättern so gesetzt haben sollte, daß die rechte und linke Unterseite dasselbe Photogramm erhielten. Die herrschende ausschließlich selektionistische Auffassung geht bekanntlich dahin, daß jene Aehnlichkeit eine schützende Anpassung ist, erzeugt durch den Einfluß der Naturauslese auf die Erhaltung der besten Nachahmer unter den einzelnen Individuen der betreffenden Art (vgl. Weismann l. c.). Dagegen glaubte Eimer (70, 70a) die Blattzeichnung aus der seiner Ansicht nach allen Schmetterlingen gemeinsamen Grundzeichnung (vgl. oben p. 1711) von Streifen und Flecken ableiten zu können, in dem Sinne, daß diese vielfach durch ungleiches Wachstum der Flügelfläche mehr oder weniger verschoben und umgewandelt werden. Auch Weismann sagt, daß die „Blattrippen“ des Schmetterlings zum Teil „durch allmähliche Verschiebung, Geradstreckung und Richtungsänderung ererbter Streifen entstanden“, wie z. B. auf dem Hinterflügel der Fig. 22 sehr deutlich zu erkennen ist; er betont aber, „daß das Geäder eines Blattes sich niemals auf einem Schmetterlingsflügel finde, dessen Art nicht zwischen Blättern zu ruhen pflegte und niemals der ererbten Zeichnung einer nicht im Walde lebenden Gattung entspricht“. Wir werden später sehen, daß diese letztere Behauptung, wie zuerst Fischer gezeigt hat, keineswegs zutrifft. Im Verlauf seiner Untersuchungen an Blattschmetterlingen, welche nur unvollkommene Blattnachahmung aufweisen, kam Eimer zu der Ueberzeugung, daß die ganze Erscheinung durch eine gesetzmäßige Verlagerung und Vereinigung einzelner Grundstreifen zustande komme, und daß diese Verschiebungen ebenso wie der blattähnliche Zuschnitt der Flügel eine Folge von ungleichem Wachstum verschiedener Flügelteile seien. Die hochgradige Blattähnlichkeit der genannten Schmetterlinge ist daher nach Eimer nur ein Zusammentreffen von Entwicklungsvorgängen, die nicht auf kryptische Anpassung hinzielen, sondern von verschiedenen Richtungen her unabhängig wirkten und zufällig hier und da zur Blattähnlichkeit führten. Die beistehenden, dem Buch von Plate (290a) entlehnten Figuren sind sehr geeignet, die Ansicht Eimers noch weiter zu verdeutlichen.

Megalura berania (Fig. 4b p. 1711) zeigt das von Eimer für typisch gehaltene 10-bindige Streifenmuster in fast schematischer Weise. „Wie man sieht, laufen die Binden III und IV hier parallel. Bei *Kallima inachis* hingegen treten sie so zusammen, daß sie die Mittelrippe des Blattes bilden.“ Den Grund hierfür sieht Eimer darin, daß sich die Vorderecke des Vorderflügels in eine Spitze ausgezogen hat, indem der zwischen III und IV gelegene Flügelteil außen bedeutend in die Breite wuchs, nach innen zu aber im Wachstum zurückblieb. Als Beispiele einer unvollständigen Blattähnlichkeit mögen noch *Kallima rumia*, *Coenophlebia Archidona* und *Caerois chorinaeus* erwähnt sein (Fig. 22). Plate übt an der Lehre Eimers, dem sich neuerdings Fischer angeschlossen hat, scharfe und in vielen Punkten gewiß nicht unberechtigte Kritik. Dennoch unterschätzt er, glaube ich, die Bedeutung äußerer Einflüsse auf das Zustandekommen geeigneter Variationen, welche das Material der dann einsetzenden Selektion bilden. Seiner Meinung nach „kommen wir auch bei der *Kallima* mit dem Hinweis auf äußere Faktoren als Ursache der Variationen nicht aus. Solche äußere Reize sind selbstverständlich vorhanden gewesen und werden von niemandem geleugnet. Sie bestanden zweifel-

los in einer komplizierten Kette von Temperatur-, Feuchtigkeits- und anderen Reizen, die in einer ganz bestimmten Reihenfolge nacheinander das Keimplasma beeinflussen mußten, um einen Blattschmetterling zu erzeugen. Aber gerade deshalb ist es unwahrscheinlich, daß alle Individuen eines werdenden Blattschmetterlings dieser bestimmten Reihenfolge ausgesetzt waren. Es werden immer nur einzelne gewesen sein, und erst dadurch, daß der regulierende Einfluß der Selektion hinzukam und diese einzelnen allein zur Fortpflanzung kommen ließ, wird das Endresultat verständlich." Ich stimme dem im wesentlichen zu und bin weit entfernt behaupten zu wollen, daß ein Blattschmetterling von der Vollendung einer *Kallima* etwa durch äußere Einflüsse jemals „zufällig" hätte entstehen können, wenn nicht Selektion mitgewirkt

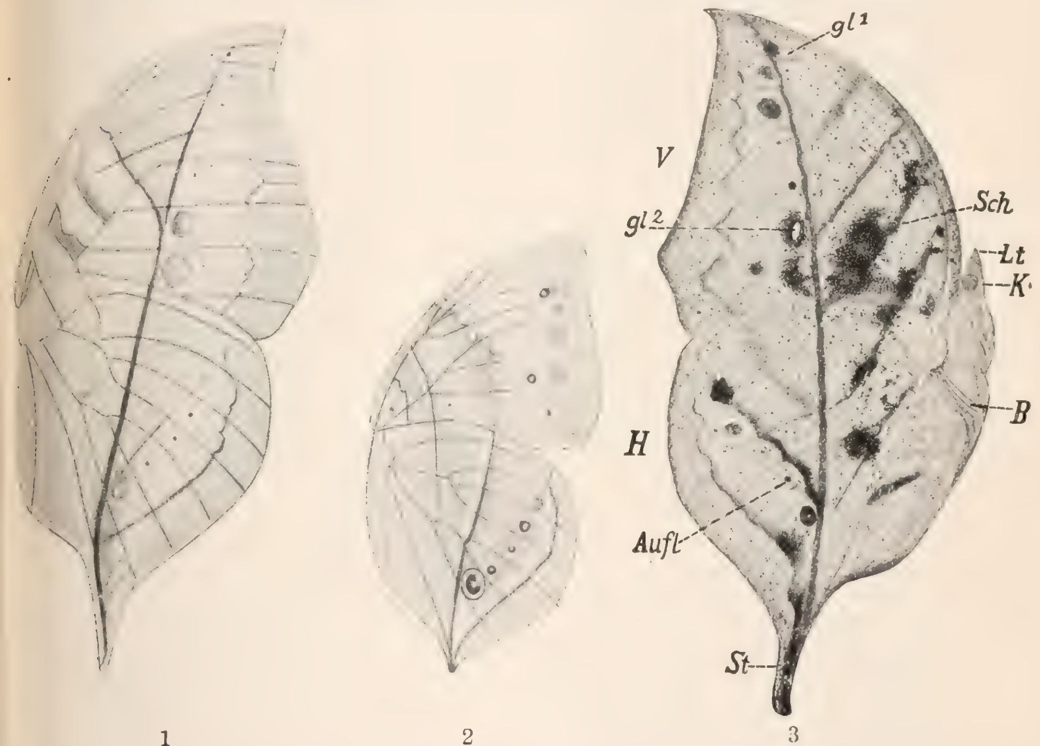


Fig. 22. 1 *Kallima inachis.* 2 *Kallima rumia.* (Nach EIMER.) 3 *Kallima paralecla.* *K* Kopf des sitzenden Falters, *B* Beine, *V* Vorder-, *H* Hinterflügel, *St* Schwänzchen, *gl* und gl_1 Glasflecke, *Sch* Schimmelfleck. (Nach WEISMANN.)

hätte. Aber ich bin allerdings auch der Meinung, daß äußere Reize, welche auf Raupe, Puppe oder Schmetterling oder auf alle drei gewirkt haben, bei dem Zustandekommen der ersten, aber doch schon selektionsfähigen Elemente der Blattzeichnung eine wichtigere Rolle gespielt haben, als PLATE anzunehmen scheint, freilich scheint dem Lichte dabei, wenn überhaupt, nur eine untergeordnete Rolle zuzukommen. Viel wichtiger ist anscheinend der Einfluß der Temperatur, und zwar nicht nur in bezug auf die Farbe (resp. Zeichnung), sondern auch hinsichtlich der Form der Flügel (Bildung der Fortsätze, welche

den Blattstiel imitieren). Schon Weismann kam bei Vergleichung von Exemplaren des *Chrysophanus Phlaeas*, die aus verschiedenen Gegenden stammen, zu der Ueberzeugung, daß das „Schwänzchen" der Hinterflügel „öfter bei der Sommergeneration und in heißem Klima vorkommt, als bei der Frühjahrsgeneration und im nördlichen Klima". Er stellte auch schon Versuche in dieser Richtung an, indem er die aus neapolitanischen Eiern derselben Species erhaltenen Puppen im Eisschrank oder in Zimmertemperatur hielt. Von der Größe des Schwänzchens sagt er: Somit scheint die Ausprägung dieses Charakters mit der während der Puppenentwicklung einwirkenden Wärme in Zusammenhang zu stehen, indem er in geradem Verhältnis mit der Wärme zunimmt. Frings (95) erhielt aus Puppen von *Vanessa polychloros*, die während 42 Stunden einer Temperatur von 37—38° C ausgesetzt worden waren, Falter, welche an ihren Flügeln so starke und vortretende Auszackungen des Saumes zeigten, daß sie ganz fremdartig anmuten und an *Vanessa c album* erinnerten. Häufig erschien die Spitze der Hinterflügel zu einem ziemlich langen schmalen Schwänzchen ausgezogen. Bei Versuchen an Vanessen (*polychloros* und *Antiopa*) unter Anwendung einer Temperatur von 36—39° C und äußerst trockener Luft fand Fischer bei einigen Exemplaren den Apex der Vorderflügel nach außen und besonders den Analwinkel der Hinterflügel stark nach innen ausgezogen und ausgebogen, kurz, so umgeformt, daß in der Tat der Umriß der geschlossenen Flügel der Blattform sich ganz auffallend genähert zeigte. Auch der Innenrand der Vorderflügel war im Gegensatz zu dem geraden der Normalform außerordentlich geschweift und so der *Kallima*-Form nähergerückt. Vergleicht man Exemplare der Herbst- und Sommergeneration von *Polygonia* (*Vanessa*) *c album* und der ihr nächstverwandten südeuropäischen *P. Egea*, so zeigt sich, „daß die enorme, fast bis zum Grotesken getriebene Ausbuchtung und Zackung des Flügelsaumes der Herbstgeneration von *c album* bei der Sommergeneration in der Gegend des Innenwinkels der Vorderflügel und am Außenrande der Hinterflügel an Stärke erheblich abgenommen hat und bei *Egea* noch mehr verstrichen ist, während namentlich bei letzterer Art der Apex des Vorderflügels und der Analwinkel (des Hinterflügels) mehr ausgezogen erscheint und so die Flügel bereits einen geringen Anklang an die Gestalt der *Kallima*-Arten gewinnen". Viel interessanter ist aber noch die Zeichnung der Unterseite der genannten drei Formen. „Bei der Herbstgeneration von *c album* verläuft, wie dies den Nymphaliden, zu denen ja auch *Kallima* gehört, ja vielfach eigen ist, eine schwärzliche, etwas gezackte, nach innen von einem dunklen Schatten begleitete Linie über Vorder- und Hinterflügel weg. Sie lenkt aber plötzlich etwa in der Mitte des Vorderflügels fast rechtwinklig nach innen gegen den Vorderrand ab; sie setzt sich also auf dem Vorderflügel gewissermaßen aus zwei Teilen, einem Vorderrand- und einem Innenrandstück, zusammen. Letzteres findet auf dem Hinterflügel eine direkte, stark gezackte Fortsetzung, die schließlich in merklichem Bogen gegen den Innenrand (Analsaum) abbiegt. Anders schon gestaltet sich nun diese Binde bei der Sommerform, zumal auch bei Stücken, welche aus Zentralasien stammen. Der Zusammenhang des vom Vorderrande kommenden Stückes mit dem vom Innenrande ausgehenden erscheint an der Knickungsstelle bereits gelockert und undeutlich, bei *Egea* sogar gänzlich aufgehoben. Das

erstere Bindefragment erscheint bei *c album* schon verwaschen, bei *Egea* nahezu ausgelöscht, während jetzt das letztere (also die von hinten kommende Binde) hier die Tendenz zeigt, gegen den Apex hin abzubiegen. Aber auch auf den Hinterflügeln verläuft sie weit weniger gezackt und zieht in auffallend gestreckter Form mehr gegen den Analwinkel hin. Auch ist der breite Schatten, der sie bei *c album* (besonders der Herbstgeneration) begleitet, verschwunden, sie tritt jetzt mehr als scharfe Linie hervor und hat auch einen bräunlichen Ton angenommen, also eine Umgestaltung einer ursprünglichen Binde im Sinne der Mittelrippe der *Kallima*." (Fischer.) Als Ursache dieser Zeichnungsänderung betrachtet Fischer wohl mit Recht Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse, da sich auch durch das Experiment zeigen läßt, daß die Herbstform von *c album* durch Wärme in die Sommerform und diese durch Kälte und gleichzeitig hohe Feuchtigkeit in die Herbstform künstlich umgewandelt werden kann. Daß aber die Merkmale der Sommergeneration von *c album* bei *Egea* in noch höherem Grade ausgesprochen erscheinen, ist dann begreiflich, denn sie lebt nur in Südeuropa, Westasien und Persien, steht also dauernd unter noch höherer Wärme und wohl auch geringerer Feuchtigkeit als die Sommerform unserer einheimischen Art. Es ist dieser Fall um so beachtenswerter, als es sich dabei um Falter handelt, welche nicht im Walde leben und bei welchen es sich also auch nicht um eine beginnende Anpassung an Baumblätter handeln kann. Sie sind aber sehr geeignet, den Weg zu zeigen, auf welchem vermutlich auch die ersten Anfänge der mimetischen Zeichnung der eigentlichen Blattschmetterlinge entstanden sein dürfte, womit natürlich keineswegs gesagt sein soll, daß in allen Fällen dieselben Zeichnungselemente der Blattaderung der Flügel zugrunde liegen. Vielmehr kann ein solches Bild offenbar aus ganz verschiedenen Zeichnungsmustern hervorgehen und bald auf diesem bald auf einem anderen Wege erreicht werden. So liegt beispielsweise der Blattstiel (das Schwänzchen) bei *Kallima* am Hinterflügel, die Spitze der Hauptblattrippe dicht neben der Flügelspitze: bei *Coenophlebia Archidona* ist es aber gerade umgekehrt, die Spitze des Vorderflügels ist verlängert und bildet den Stiel (Weismann). Es kommt noch dazu, daß sich ganz ähnliche Verhältnisse auch noch bei der den Vanessen sehr nahestehenden Gattung *Junonia* finden, sowie daß, wie zwei bedeutende Kenner der indischen Schmetterlinge, Doherty und Nicéville, berichten, bei der Trockenzeitgeneration der Blattschmetterlinge (*Kallima*) die Aehnlichkeit mit einem Blatte in Form und Zeichnung wesentlich größer ist, als bei der Regenzeitgeneration.

Wenn man nun auch auf Grund der vorstehenden Beobachtungen und experimentellen Tatsachen wohl zugeben darf, daß äußere Einflüsse (Temperatur und Feuchtigkeit) eine sehr wichtige Rolle bei der allmählichen Entwicklung der Blattschmetterlinge gespielt haben und voraussichtlich noch spielen, so fehlt doch meines Erachtens jegliche Berechtigung, Selektionsprozesse bei der weiteren Ausgestaltung der Anfänge blattähnlicher Zeichnungen ganz in Abrede zu stellen. Wenn Fischer sagt: „Die Blattform und Blattzeichnung können wir daher nicht länger mehr als ein Produkt blinden Zufalles und der Selektion oder der primären Zweckmäßigkeit gelten lassen, sondern müssen sie jetzt notwendig auffassen als ein Produkt der Temperatur,

speziell einer ziemlich hohen Wärme und wohl auch damit verbundenen geringen Feuchtigkeit", so scheint mir dies bei aller Anerkennung der Leistungen Fischers doch viel zu weit gegangen. Es ist meiner Ansicht nach schon als ein schöner Erfolg zu bezeichnen, wenn man nachweisen kann, daß in gewissen Fällen unter dem Einfluß äußerer Reize sozusagen ein rohes Modell der Blattform und -zeichnung entstehen kann, ich vermag mir aber nicht vorzustellen, wie eine so ins Kleinste durchgeführte, fast photographische Treue der Nachbildung ohne Mitwirkung einer Naturauslese zu stande kommen sollte, wie wir sie in manchen Fällen an Blattschmetterlingen sehen. Es mag sein, daß bei manchen Raupen und Puppen eine durch Nahrung und Lichteinfluß bedingte direkte Anpassung der Farbe an die Umgebung ohne wesentliche Beteiligung der Selektion stattfindet, ja man darf das sogar für höchst wahrscheinlich halten, dagegen scheint es mir ein Ding der Unmöglichkeit, die mimetischen Färbungen und namentlich Zeichnungen fertig entwickelter Insekten (ingleichen aber auch vieler Larven) lediglich als das „Produkt" vererbter Wirkungen äußerer Einflüsse aufzufassen, so sehr diese auch gewiß an der Entstehung geeigneter Variationen Anteil haben. Am klarsten tritt diese Sachlage hervor, wenn man jene so überaus merkwürdigen Fälle echter Mimikry berücksichtigt, bei denen es sich um täuschende Nachahmung lebender Organismen anderer Art handelt (Beispiele bei Jacobi l. c.). Gleichwohl hat man den Mut gehabt, zu behaupten, daß es sich auch hier nicht um eine durch natürliche Auslese gezüchtete nützliche Anpassung handelt, sondern um das Ergebnis teils von gleichen inneren Vorgängen im Tierkörper, teils von gleichen unmittelbaren Einflüssen der Umgebung. Man setzt dabei, wie Jakobi treffend bemerkt, „an die Stelle einer auf Naturbeobachtung fußenden Erklärung die reine Phrase, verdrängt den immerhin mit Mimikry verbundenen Begriff durch Worte, wie ‚Ergebnis konstitutineller Ursachen physikalisch-chemischen Inhaltes' (G. Entz) oder ‚Folge der gleichen physiologischen Bedeutung der Färbung' (Schröder). Was die Urheber sich dabei denken, bleibt unklar, es möchte auch schwer sein, anzugeben, worin die Gleichheit der Konstitution etwa im Ablauf des Stoffwechsels besteht, die zu täuschender Aehnlichkeit eines Schmetterlings mit einer Wespe führen kann." (Jakobi.)

„Der Einfluß der Umwelt in Form von Klima, Feuchtigkeit, Sonnenbestrahlung, Nährstoffen ist zwar auf nahe verwandte Wesen von annähernd gleichen Lebensbedingungen verfolgbar, aber diese Voraussetzungen treffen für viele und oft gerade die schönsten Mimikryfälle nicht zu. Die Kerbtiere mit vollständiger Verwandlung (Holometabola) können von jenen Einflüssen doch nur während ihrer Eiruhe und als Larven getroffen werden, nach dem Abschluß der Larvenzeit und gleich nach Beginn der Puppenruhe ist aber ihr Aeußeres unabänderlich festgelegt. Wie kann denn aber die Aehnlichkeit einer Fliege mit einer Stechimme durch das Milieu hervorgebracht sein, wenn jene als Larve etwa in und von Mistjauche, diese in einer sauberen Wachszelle von Blütennektar lebt? Oder die Larve eines Käfers (Lycine) lebt als Tierfresser in dunklen Gängen faulenden Holzes, sein mimetischer Schmetterling (Syntomide) als Raupe von Blättern und im Sonnenlicht? . . . Ferner sind bei den ithomienähnlichen Pieriden nach Hopkins (vgl. oben S. 15) die Pigmente der Flügelzeichnung von ganz anderem chemischen Aufbau, als bei

ihren Modellen. Wie soll man hiermit die obigen Schlagwörter in Einklang bringen? Alle diese und andere Schwierigkeiten für die Erklärung der Mimikry löst die Einführung der natürlichen Zuchtwahl. Sie tritt in Wirksamkeit, sobald an demselben Platze eine von Feinden gemiedene Art als Vorbild besteht und eine andere schmackhafte und gewöhnlich seltenere zur Erzeugung von Varietäten neigt, die gewisse Anklänge an die erstere zeigen" (JAKOBI). Natürlich kann und muß es Aufgabe experimenteller Forschung sein, festzustellen, welche Bedingungen das Auftreten gerade solcher Varietäten herbeiführen. Solche Untersuchungen liegen aber bisher nicht vor.

Diesen vortrefflichen Erörterungen JAKOBIS habe ich nichts Wesentliches hinzuzufügen, sie treffen sozusagen den Nagel auf den Kopf, und es erscheint in ihnen zugleich derjenige Punkt scharf betont, auf welchen ich schon oben hingewiesen habe und von dem auch die folgenden kritischen Bemerkungen zu FISCHERS Lehre ausgehen müssen.

Seine auf den ersten Blick so bestechenden Ausführungen haben zur Voraussetzung, daß Lichtreize auch auf die Flügel (resp. Schuppen) eines völlig ausgefärbten fertigen Schmetterlings während seiner ganzen Lebenszeit noch einen verändernden Einfluß auszuüben imstande sind, eine Annahme, die sich durch direkte Beobachtung am Individuum bisher in keinem Falle nachweisen ließ, deren Grundlagen aber auch vom physiologischen Standpunkt aus unhaltbar sind. FISCHER sagt, man dürfe nicht meinen, daß nur das Experiment strikte Beweise zu liefern imstande sei, denn in gewissen Fällen vermag eine nüchterne Beobachtung von in der Natur sich vorfindenden Tatsachen ebenso vieles zu leisten. Ich gebe dies natürlich durchaus zu, aber da es sich um eine Deutung von Beobachtungen handelt, so müssen doch wenigstens die Grundlagen derselben erfahrungsgemäß feststehen, dies ist aber bei FISCHERS Theorie, wie mir scheint, nicht der Fall. Die selbstverständliche Voraussetzung für eine Lichtwirkung auf einen fertigen Schmetterling ist vor allem Lichtempfindlichkeit der in den Schuppen abgelagerten Pigmente. Es erscheint also durchaus notwendig, zunächst die Berechtigung dieser Annahme zu prüfen. Daß eine solche Empfindlichkeit, wenn sie überhaupt existiert, keine irgend erhebliche sein kann, wenigstens solange die Farbstoffe in den Schuppen eingeschlossen oder in der Chitinhaut derselben verteilt sind, ergibt die unmittelbare Erfahrung an lebenden Schmetterlingen sowie an toten Sammlungsexemplaren. Etwas anders verhält es sich, wenn gewisse Pigmente in Lösung untersucht werden. Soviel ich habe finden können, hat nur Gräfin v. LINDEN (l. c.) in dieser Richtung Versuche angestellt, und zwar am *Vanessa*-Rot. Sie fand, daß eine sherrygelbe, wässerige Lösung dieses Schuppenpigmentes, nachdem sie 7 Tage lang dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt worden war, verbleichte und sich hell-grünlichgelb verfärbte mit einem deutlichen Stich ins Graugelbe. Es wurden sodann derartige Lösungen in gut verschlossene Reagenzgläser gebracht, welche mit Hülsen aus farbiger Gelatine umgeben waren, so daß im einen Falle nur blaues und violettes, im anderen nur grünes und blaugrünes, in einem dritten nur gelbes und einem vierten nur rotes Licht zur Wirkung kommen konnte. Alle Proben wurden während einiger Tage dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt. Es ergab sich, daß nur die blau und grün

beleuchteten Proben gebleicht erschienen, während die Farben der in der gelben und roten Hülse befindlichen Lösungen der im Dunkeln gehaltenen Kontrolllösung noch vollkommen gleich waren. Der Ende August begonnene Versuch ergab bis Mitte September keine wesentlich verschiedenen Resultate. „Von den im Sonnenlicht stehenden Lösungen bleichten am meisten die unter blauen und grünen Hülsen, die dem roten und gelben Licht exponierten Extrakte hatten ihre Färbung nur insoweit verändert, als das Rot der Lösungen kräftiger geworden war. Anfang Oktober waren die Farbenänderungen sehr bedeutende geworden, die im weißen Tageslicht und unter blauer und grüner Beleuchtung stehenden Lösungen hatten ein sehr lichtes Graugrüngelb, ungefähr die Farbe verdorrten Grases, angenommen, während sich die in der roten und gelben Hülse befindlichen Auszüge von der Kontrolllösung nur durch einen hervorstechend rötlichen Ton auszeichnete.“ (Gräfin v. Linden.)

Gräfin v. Linden erblickt in diesen Befunden „eine sehr schöne Bestätigung der von Wiener aufgestellten Theorie der mechanischen Farbenanpassung“, indem konzentrierte Lösungen des roten Vanessenfarbstoffes eine starke Absorption im Violett, eine schwächere im Blau und wieder eine stärkere im Blaugrün (470,0 oder 480,0 $\mu\mu$ bis etwa 550,0 $\mu\mu$) zeigen. „Nach der Theorie Wieners müßte danach bei unserem Schmetterlingsfarbstoff die Belichtung mit violetten, blauen und grünen Strahlen am meisten verändernd wirken, eine Forderung, mit der das Ergebnis des Experimentes vollkommen übereinstimmt.“ Ich muß gestehen, daß ich lediglich auf Grund der beschriebenen Tatsachen mich nicht entschließen könnte, einer solchen Schlußfolgerung zuzustimmen. Jedenfalls scheinen sie mir völlig ungenügend, um sie etwa zur Grundlage einer so weittragenden Theorie, wie der von E. Fischer aufgestellten, zu machen. Ich will nun durchaus nicht behaupten, daß es nicht doch Schuppenpigmente geben könnte, welche sich durch eine größere Lichtempfindlichkeit auszeichnen, unsere derzeitigen Kenntnisse des chemischen und physikalischen Verhaltens dieser Farbstoffe sind ja so außerordentlich ärmlich, daß man da noch bei weiterer Untersuchung auf mancherlei Unerwartetes gefaßt sein muß, die Wahrscheinlichkeit möchte ich allerdings nicht für allzu groß halten.

Setzen wir aber wirklich den Fall, daß es ausgeprägt lichtempfindliche Schuppenpigmente gäbe, so sind die Schwierigkeiten noch keineswegs aus dem Wege geräumt, denn man muß doch fragen, wie sich dann solche (im Individuum unter allen Umständen unmerkliche) Veränderungen von den Schuppen her auf die Keimzellen (das Keimplasma) sollten geltend machen können. Daß sie das aber notwendigerweise tun müßten, indem sie ja als vererbbar angesehen werden, ist ja ohne weiteres selbstverständlich. Fischer wirft denn auch unbedenklich die Frage auf, „welcher Natur denn diese vom Soma (d. h. den Schuppen) auf die Keimzellen erfolgende Uebertragung neuer Eigenschaften wohl sein möchte“. Natürlich könnte das nur auf dem Wege eines stofflichen durch die Zirkulation vermittelten Verkehrs oder durch irgendwie geartete Nerveneinflüsse geschehen. Also müßte man die Schmetterlingsschuppen, resp. die Flügelmembranen, auf denen sie eingepflanzt stehen, auch noch im völlig ausgebildeten Falter als lebendig und in lebendigem Wechsel-

verkehr mit dem übrigen Organismus stehend ansehen können. Dieser Punkt, als der wichtigste der ganzen Lehre, bedarf daher noch einer eingehenderen Besprechung. Ich habe in dem Bande dieses Handbuches, welcher von den Skelettsubstanzen handelt, ausführlich auseinandergesetzt, daß gewisse zum Schutze und zur Stütze dienende Zellprodukte (geformte Sekrete) in vielen Fällen noch in gewissem Sinne als lebendig und (durch Intussuszeption) wachstumsfähig gelten müssen, so lange sie noch mit ihren lebendigen Bildungszellen in Wechselverkehr stehen, also hauptsächlich im jugendlichen Zustande (Pflanzenzellhaut, Chitinschichten u. a.), bisweilen sogar während des ganzen Lebens (Bindegewebe, Knorpel). Aber ebenso sicher ist es, daß derartige Bildungen, wenn sie ein gewisses (in verschiedenen Fällen sehr verschiedenes) Alter erreicht haben, oder wenn sie sich (wie etwa die Radulazähnchen der Schneckenzunge oder im großen Maßstabe die Molluskenschalen) von ihrer lebendigen Unterlage völlig ablösen oder endlich wenn die Bildungszellen schließlich völlig verschwinden, nicht mehr als lebendig anzusehen sind. Dies gilt beispielsweise von den älteren (äußeren) Verdickungsschichten einer Pflanzenzelle, von der Membran alter Holz- und Korkzellen und vor allem auch von älteren Chitinschichten. Gerade die Schmetterlingsschuppen liefern meines Erachtens ein gutes Beispiel für Chitinbildungen, welche zwar noch Bestandteile eines lebendigen Organismus sind, aber im fertig entwickelten Zustand selbst nicht mehr leben und bekanntlich auch nur in einem sehr losen, rein mechanischen Zusammenhang mit dem Flügel (der Flügelhaut) stehen. „Sind die Schuppen fertig gebildet, so verschwinden auch die Bildungszellen derselben, der körnige Inhalt (Plasma) wird absorbiert; die Zellmembran (so nennt SEMPER die erste ganz dünne Chitinhaut einer jungen Schuppe) geht zugrunde (? B) und es bleibt nur die chitinisierte Cuticula als Schuppe zurück, mit ihrer Wurzel festsitzend in einem Loche der Epidermis“ (soll heißen Flügelhaut B), so hat sich schon SEMPER, einer der ersten Beobachter der Schuppenentwicklung, geäußert und er fügt hinzu: „Ist die Bildungszelle der Schuppe verschwunden, so hört auch jede weitere Ausbildung und jedes Wachstum auf.“ Aehnlich lautet auch die Darstellung späterer Untersucher (vgl. dieses Handb. Bd. 3, p. 895). Daß andererseits eine junge, noch in der Entwicklung begriffene Schuppe im Zusammenhang mit ihrer zugehörigen Bildungszelle als ein lebendiges und daher reizempfängliches Gebilde anzusehen ist, darüber kann ja natürlich gar kein Zweifel bestehen, aber während dieser ganzen Zeit (der Puppenruhe) ist ja eben eine Beeinflussung durch Licht ausgeschlossen. In der neuesten (3.) Auflage von WEISMANNS „Vorträge über Deszendenztheorie“ findet sich allerdings (p. 181) die Angabe, daß „alle (fertigen) Schuppen noch mit lebenden Zellen der Haut in Verbindung stehen, wenn dieselben auch klein sind“. Ich weiß nicht, worauf sich diese Behauptung gründet, ich habe mich jedenfalls nicht davon überzeugen können und auch nirgends sonst eine Bestätigung dafür gefunden. Wollte man, wie es FISCHER zu tun scheint (l. c. p. 28 f.), die Schuppen den Haaren oder Federn der Wirbeltiere vergleichen (ein Vergleich, der natürlich vom morphologischen Standpunkt aus ganz unzulänglich wäre) und etwa in der Schuppenbildungszelle ein Analogon der Haarwurzel erblicken, so geht dies schon darum nicht an, weil eben jene ein vergängliches, diese aber ein dauerndes

Gebilde darstellt. Da nun Fischer geneigt ist (worin ich ihm gar nicht einmal zustimme), den außerhalb der Haut stehenden Haarschaft „als ein totes Ding“ zu erklären, dann muß er dies erst recht für die fertigen Schuppen zugeben. Diese sind nun, wie man sich leicht überzeugen kann, stets lufthaltig und frei von jeder Spur lebendiger Substanz (Plasma). Wollte man daher auch Lichtempfindlichkeit der in ihnen abgelagerten Pigmente annehmen, so wäre doch nicht einzusehen, wie sich eine etwaige Veränderung derselben als „Reiz“ auf den übrigen Organismus sollte übertragen können. Daran wird auch nichts geändert, wenn man mit Fischer den Flügel als Ganzes noch für ein lebendiges Organ hält und eine Art von Zirkulation nicht nur innerhalb der „Adern“, sondern auch zwischen den beiden dicht aneinander liegenden Chitinmembranen, aus denen jeder Flügel seiner Entwicklung nach besteht, annimmt, denn in den Schuppen, und nur auf diese kommt es an, ist, sobald sie fertig ausgebildet sind, sicher kein Blut enthalten, ob es in früheren Entwicklungsstadien anders ist, wie von mancher Seite (z. B. Meyer) behauptet wurde, mag unentschieden bleiben. Dagegen spielt natürlich die Zirkulation der Hämolymphe in den hohlen Adern sowie auch zwischen den Flügelmembranen der embryonalen Puppenflügel die allerwichtigste Rolle, indem allein durch ihre Vermittlung die Chromogene oder die fertigen Pigmente selbst zugeführt werden. Die Gründe, welche Fischer geltend macht, um zu beweisen, daß auch dann noch, wenn am ausgeschlüpften Falter die Flügel hart und trocken geworden sind, ein Säftestrom in denselben existiert, und zwar nicht bloß in den Adern, sondern auch zwischen den beiden dicht aneinander liegenden Flügelmembranen, sind im ganzen wenig überzeugend.

Er weist darauf hin, „das die Flügelmembran am lebenden Schmetterlinge stets weicher und biegsamer ist, als am getöteten, an dem sie oft schon nach wenigen Tagen steif und spröde wird“. Dies dürfte, meint er, doch beweisen, „daß im Flügel irgendein, wenn auch sehr langsamer und geringer Säftestrom selbst am mehrere Tage und Wochen, ja viele Monate alten Falter stattfindet“. Er behauptet ferner, es sei ihm gelungen, „8 Tage nach dem Ausschlüpfen zwischen den künstlich voneinander getrennten Flügelmembranen Spuren von Körpersaft aufzufinden“. Leider fehlen alle Angaben darüber, wie er diesen Versuch gemacht hat. Weiter sollen Farbstoffe, wie Methylenblau, in den Hinterleib eines Falters gespritzt, sehr bald in die Flügeladern gelangen. Besonderes Gewicht legt er aber auf den folgenden Befund: „Man schneide mit scharfer Schere an einem nicht zu kleinen Falter, etwa einer *Vanessa*, ohne das Tier zu drücken, die Vorderflügel etwa in der Mitte vom Vorder- gegen den Innenrand durch. Der Falter würde nun mit seinen gekürzten Flügeln weiterleben können, wie Versuche beweisen. Bestreicht man aber die nun bloßliegenden Lumina der querdurchschnittenen Flügeladern oder überhaupt die Schnittlinie der Flügelstummel mit der konzentrierten wässerigen Lösung eines Giftstoffes (Kalium oder Natrium arsenicosum, Cyankali, Strychnin), oder bringt man diese Lösungen zwischen die mit feinen Instrumenten an einer kleinen Stelle voneinander losgelösten Flügelmembranen, so stirbt der Falter bald, oft schon nach einigen Minuten, ja der Tod erfolgt selbst dann, wenn man die Flügel weder durchschneidet noch sonst die Membran verletzt, sondern bloß in der äußeren Hälfte oder sonstwo die Schuppen abstreicht und die Giftlösung in

die betreffende Stelle bloß einreibt". . . . „Der Tod erfolgt um so rascher, je jünger der Schmetterling ist oder je näher am Körper (bei gleichem Alter) das Gift eingeimpft wird." Kapillaritätswirkungen glaubt er ausschließen zu können, „da die Giftlösung stets dickflüssig (? B.) angewendet wurde".

Es ist schwer, an diesen Versuchen Kritik zu üben, wenn man sie nicht selbst wiederholt hat, und dazu bin ich augenblicklich (im Winter) außerstande. Es drängen sich ja mancherlei Bedenken auf, auf die zum Teil auch schon FUCHS (l. c.) in seiner Besprechung der FISCHERschen Arbeit hinwies. Aber das kann uns vorläufig auch ziemlich gleichgültig sein, denn die weiteren Erörterungen FISCHERS zeigen, daß es ihm auf den „Säftestrom" gar nicht so sehr ankommt, indem nach seiner Ueberzeugung „der Prozeß die Uebertragung auf die Keimzellen ein dynamischer auf besonderen Leitungsbahnen verlaufender sein müsse". Er verläßt damit vollkommen den Boden physiologischer Forschung und führt einfach ein Mysterium ein. Die betreffende Stelle ist so charakteristisch, daß ich mir nicht versagen möchte, sie wörtlich zu zitieren. „Es ergibt sich", sagt er (l. c. p. 30) „diese Annahme notwendig aus folgendem: Die sympathische Färbung ist, wie jede andere Färbung der Lepidopteren, an das in den Schuppen enthaltene Pigment gebunden. Betrachten wir den Flügel als eine mit Farben belegte Fläche, so müssen wir als kleinste Einheit der farbentragenden Gebilde die Schuppe ansprechen. Da aber die sympathische Färbung keineswegs an die Anordnung der Schuppen, die bekanntlich in Reihen stehen, gebunden ist, sondern überall dorthin sich erstreckt, wo in der Reihe keine totale Verdeckung stattfindet, und in jeder Generation noch vor dem Ausschlüpfen des Falters wiedererscheint, so ergibt sich daraus ganz naturgemäß, daß von jeder Schuppe aus eine besondere Uebertragung auf die Keime statthaben muß, und dies läßt nur eine dynamische zu. Wäre sie chemischer Natur, etwa darin bestehend, daß von den Schuppen je nach ihrer Färbung bestimmte Stoffe abgegeben würden, die dann mit dem Säftestrom schließlich zu den Keimdrüsen gelangen, so wäre nicht auszudenken, wie die am fertigen, ruhenden Falter entstandene sympathische Färbung an den Nachkommen sich wieder innerhalb genau denselben Grenzen reproduzieren könnte. Die betreffenden spezifischen Stoffe wären jedenfalls im Säftestrom derart durcheinander gemischt, daß sie wohl nur zum Teil und dazu in unendlicher Verdünnung bei den Keimzellen anlangen würden. Außerdem müßte man annehmen, daß die Keime Teile enthielten, die auf die betreffenden Stoffe abgestimmt wären; frägt man sich aber, wo sie diese Abstimmung denn herhaben sollten, so ist leicht einzusehen, daß unsere Hauptfrage — unter Voraussetzung einer Vererbung im LAMARCKschen Sinne — hier keine Lösung fände, sondern bloß zeitlich rückwärts verschoben wäre."

„Wenn sich somit ergeben dürfte, daß von jeder Schuppe zum mindesten eine Leitungsbahn zu den Keimdrüsen verlaufen muß, so erkennen wir, daß die Zahl dieser Bahnen eine ungemein große sein muß, und daß diejenigen von der Ober- und Unterseite eines jeden Flügels gegen die Flügelwurzel hin konvergieren und dort auf relativ engem Querschnitt in den Thorax zunächst eintreten. Wegen ihrer großen Zahl braucht man kein Bedenken zu haben; die mikro-

skopische Betrachtung eines Flügels zeigt, daß mehr als genügend Raum für ihren Verlauf vorhanden wäre, und sie müßten dabei nicht einmal Gebilde von höchster Feinheit und Kleinheit sein. Wenn sie gleichwohl bisher nicht beobachtet wurden, so hat dies seine besonderen Gründe. Einmal sind in dieser Hinsicht die mikroskopischen Untersuchungen noch nicht völlig erschöpft und zudem könnten sie auch sehr wohl existieren, ohne daß ihr Nachweis selbst mit den stärksten, noch zulässigen Vergrößerungen und raffiniertesten Färbungsmethoden gelingen müßte" (Fischer). Fischer denkt an nervöse Elemente) und spricht von „Schwingungen", „die bei immer wieder erfolgendem Reize in der lebenden Substanz zu dauernden Schwingungen werden und als Dynamismen zu einer bestimmten Zeit in einer bestimmten Richtung weiter abgegeben werden".

Ich meine, daß sich einem derartigen Hypothesengebäude gegenüber jede weitere kritische Erörterung erübrigt, und bin der Zustimmung der meisten Physiologen sicher, wenn ich eine solche ganz unmögliche Theorie kurzer Hand ablehne, obschon ich mir keinen Augenblick verhehle, daß viele und namentlich die von Fischer angeführten Tatsachen zugunsten seiner Anschauung zu sprechen scheinen.

7. Farbe und Zeichnung als sekundäre Geschlechtsmerkmale.

Es ist eine außerordentlich auffallende Tatsache, daß die beiden Geschlechter einer und derselben Art sowohl bei sehr vielen wirbellosen Tieren (besonders Insekten), wie auch bei Wirbeltieren (Vögel vor allem) in Form und Farbe oft so verschieden sind, daß man die Zugehörigkeit zur selben Species kaum glauben möchte. Es bieten gerade diese Erscheinungen der Erklärung vielfach außergewöhnliche Schwierigkeiten dar, und man braucht nur an die gänzlich verschiedene theoretische Auffassung zu erinnern, zu welcher in bezug auf eben diesen Punkt einerseits Darwin und andererseits Wallace gelangten, um zu erkennen, daß die Verhältnisse hier noch verwickelter liegen als bei der Mimicry oder den Schutz- und Trutzfärbungen.

Ueber die Verbreitung des Vorkommens ausgeprägter Unterschiede der Färbung beider Geschlechter verdanken wir namentlich Darwin und Wallace eine Reihe bemerkenswerter Angaben. Es darf als Regel gelten, daß Geschlechtsverschiedenheiten in der Farbe nur bei „höheren aktiveren Tieren" eine größere Wichtigkeit erlangen. Bei Protisten, Cölenteraten, Echinodermen und niederen Würmern fehlen sie anscheinend ganz, und Darwin ist geneigt, gerade hierin einen Beweis dafür zu ersehen, daß derartige Charaktere in den höheren Klassen durch „geschlechtliche Zuchtwahl" erlangt worden sind. Bei den Mollusken sind die Geschlechter, falls sie überhaupt getrennt sind, immer in der Farbe gleich und dies ist auch die Regel bei den Crustaceen; doch kommen hier schon einzelne Ausnahmen vor. Darwin führt an, daß nach Dr. Power bei einer *Squilla* (wahrscheinlich *stylifera*) das Männchen schön bläulichgrün mit kirschroten Anhängen ist, während das Weibchen wolkige Flecke von Braun und Grau hat und „das Rot an ihm viel weniger lebhaft ist als bei dem Männchen". Eine brasilische Art Strandkrabbe (*Gelasimus*) hat beim Weibchen ein Graubraun, während beim Männchen der hintere Teil

des Kopfbrustschildes rein weiß, der vordere schön grün ist (Fritz Müller). Diese Färbung bekommen die Männchen nur im Zustande der Geschlechtsreife. Bei einigen Daphniden ist das Männchen mit roten und blauen Flecken versehen, während bei anderen Arten solche Farben bei beiden Geschlechtern vorkommen. Bei den Spinnen ist eine ausgeprägte Verschiedenheit der Farben beider Geschlechter ebenfalls Ausnahme. So ist, wie Darwin anführt, das Weibchen von *Sparassus smaragdulus* mattgrün, während das Männchen ein schön gelbes Abdomen hat mit drei Längsstreifen von gesättigtem Rot. Erst bei den geflügelten Insekten finden sich eine große Menge Eigentümlichkeiten in der Färbung beider Geschlechter, aber selbst hier nur in einigen Ordnungen. Die Diptera, Hemiptera, Homoptera und Orthoptera zeigen wenig oder keine Geschlechtsverschiedenheiten in der Färbung. Die größte Verschiedenheit bei den Diptera scheint die Gattung *Bibio* darzubieten, bei welcher die Männchen schwärzlich oder schwarz und die Weibchen dunkel-bräunlich-orange sind. Bei den Bienen und Wespen (Hymenoptera) besteht ebenfalls die Regel, daß beide Geschlechter von gleicher Farbe sind und nur bei einigen nicht geselligen Bienen kommen Unterschiede vor, indem das Weibchen schwarz, das Männchen braun, wie bei *Andraena retusa* oder wie bei *A. fulva* das Weibchen heller und lebhafter gefärbt ist als das Männchen. Die Weibchen mehrerer Arten von *Xylocopa* sind schwarz, während die Männchen hellgelb sind. Auch bei den oft so prächtig gefärbten Käfern sind die Geschlechter in der Regel gleich an Farbe. „Bei den Neuroptera, und zwar den Libellen treffen wir zum erstenmale eine größere Zahl von Arten, denen eine unterscheidende Färbung der Geschlechter zukommt. So sind die Männchen einiger Agrioniden von einem reichen Blau mit schwarzen Flügeln, während die Weibchen schön grün mit farblosen Flügeln sind. Aber bei *Agrion Ramburii* sind diese Farben in den beiden Geschlechtern gerade umgekehrt: Bei dem nordamerikanischen Genus *Hetaerina* haben nur die Männchen einen Karminfleck an der Basis jedes Flügels. Bei *Anax junius* ist der basale Teil des Abdomens beim Männchen lebhaft ultramarinblau, beim Weibchen grasgrün. Andererseits weichen bei der verwandten Gattung *Gomphus* und in einigen anderen Gattungen die Geschlechter nur wenig in der Färbung voneinander ab und Darwin bemerkt hierbei, daß „durch das ganze Tierreich hindurch ähnliche Fälle, wo die Geschlechter naheverwandter Formen entweder bedeutend oder sehr wenig oder durchaus nicht voneinander abweichen, häufig vorkommen“ (Wallace).

Eine erstaunlich große Zahl von zum Teil höchst wunderbaren Beispielen einer total verschiedenen Färbung beider Geschlechter liefern insbesondere die Schmetterlinge, die infolgedessen eine ähnliche Sonderstellung unter den wirbellosen Tieren einnehmen wie die Vögel unter den Wirbeltieren. Vor allem sind es die Tagfalter, welche, wie Wallace sich ausdrückt, „eine herrliche Fülle geschlechtlicher Farbenverschiedenheiten darbieten, oft in solchem Grade, daß die beiden Geschlechter einer Art viele Jahre hindurch unter anderem Namen geführt und für ganz verschiedene Arten gehalten wurden“. Doch fehlt es auch nicht an Beispielen völliger Gleichheit, wie manche Vanessen (*V. Antiopa*, *Io*, *polychloros* u. a.), sowie bei den prachtvollen Heliconiden und den meisten Danaiden der Tropenländer. Selbst innerhalb einer und derselben Gattung finden wir oft Species,

welche eine außerordentliche Verschiedenheit zwischen den Geschlechtern darbieten, während bei anderen die Geschlechter nahezu gleich sind. So gibt es von der südamerikanischen Gattung *Epicallia* 9 von 12 Species, bei welchen die Männchen zu den brillantesten von allen Schmetterlingen gehören und daher von den relativ einfachen Weibchen so sehr abweichen, daß sie früher in besondere Gattungen gestellt wurden. Von den noch übrigen 3 Arten gleichen bei einer die Männchen sehr den Weibchen, bei den zwei anderen sind beide Geschlechter gleich lebhaft gefärbt. Dies letztere ist nach Darwin auch bei den Arten der Gattung *Thecla* aus dem tropischen Amerika der Fall, bei denen beide Geschlechter nahezu gleich und wundervoll glänzend sind, doch gibt es auch Ausnahmen und ist nach Fritz Müller bei *Thecla Hemon* das Weibchen düsterbraun, das Männchen glänzend blau. Das interessanteste Beispiel einer Uebertragung männlicher Sexualcharaktere auf die Weibchen liefern nach Weismann unsere Bläulinge (*Lycaena*). „In dieser artenreichen und über die ganze Erde verbreiteten, also alten Gattung von Schmetterlingen sind bei weitem die meisten Arten, wenigstens am männlichen Geschlecht, blau auf der Oberseite der Flügel. Es gibt aber drei oder vier Arten, welche dunkelbraun sind und ganz oder nahezu gleich in beiden Geschlechtern; so *Lycaena agrestis*, *Eumedon, Admetus* u. a. Alles deutet darauf hin, daß dies die älteste Färbung der Gattung ist. Weiter finden sich einige Arten mit braunen Weibchen, deren Männchen noch nicht vollblau sind, aber doch schon einen schwachen Anflug von Blau besitzen, so z. B. *L. Alsus*. Sodann folgt eine Schar schön blauer Arten, wie *L. Alexis, Adonis, Damon, Corydon* und viele andere mit braunen Weibchen und bei diesen kommen hier und da einzelne weibliche Individuen vor, deren Braun einen schwächeren oder stärkeren Anflug von Blau besitzt. Diese leiten dann zu *L. Meleager*, welche zweierlei Weibchen hat, braune häufigere und blaue seltenere, und so gelangen wir zu *L. Tiresias, Optilete* und *Argilus*, bei denen alle Weibchen blau sind, wenn auch noch mehr oder minder stark und nie so vollständig wie ihre Männchen. Den Beschluß der ganzen Entwicklungsreihe bildet dann eine Anzahl tropischer Arten, wie *L. baetica*, welche in beiden Geschlechtern gleich stark blau gefärbt sind.“ (Weismann.) Weismann ist geneigt, als Grund für das zähe Festhalten unserer weiblichen Lycäniden an der braunen Färbung das größere Schutzbedürfnis der viel selteneren Weibchen anzusehen. Wie dem aber auch sein mag, jedenfalls scheint das Entstehen neuer Arten durch die größere Variabilität der Männchen und die Vererbung männlicher Geschlechtsmerkmale auf die Weibchen begünstigt zu sein.

Bei unserem Zitronenfalter ist das Männchen intensiv gelb, während das Weibchen blaß-weißlichgelb ist, und bei der *Aurora* (*Anthocharis cardamines*) haben nur die Männchen die glänzenden orangenen Spitzen an ihren Flügeln. Bei *A. sara* aus Kalifornien sind die orangenen Spitzen auch beim Weibchen zum Teil entwickelt, jedoch blasser als beim Männchen; bei einer verwandten indischen Form (*Iphias glaucippe*) sind endlich die orangenen Spitzen in beiden Geschlechtern gleich entwickelt. Die kleine Auswahl von Beispielen geschlechtlicher Farbenverschiedenheiten bei Schmetterlingen zeigt, daß in der Regel die Männchen am lebhaftesten gefärbt erscheinen und am meisten von

dem gewöhnlichen Typus der Färbung der Gruppe, zu der die Art gehört, abweichen. In den meisten Gruppen sind daher die Weibchen, der verschiedenen Species einander viel ähnlicher, als es die Männchen sind. Indessen gibt es auch Ausnahmen, wo die Weibchen glänzender gefärbt sind als die Männchen. So erscheinen die Männchen von *Pieris pyrrha* und *lorena* weiß mit einigen schwarzen Streifen und Randflecken, ähnlich wie viele ihrer Verwandten, die Weibchen dagegen bunt und lebhaft braun und gelb gefärbt. Ebenso ist auf den Sundainseln das Weibchen von *Diadema anomala* glänzend metallisch blau, das Männchen aber braun. Bei manchen Arten von *Callidryas* gleichen die Weibchen den Männchen an Schönheit, bei anderen aber übertreffen sie dieselben bedeutend, indem nur die Weibchen die Flügelränder mit Karmoisin und Orange unterlaufen und mit Schwarz gefleckt haben. Von europäischen Schmetterlingen erwähnt DARWIN nur zwei Arten von *Thecla*, wo nur die Weibchen einen hellpurpurnen oder Orangefleck auf den Vorderflügeln haben. Bei *Hipparchia* sind die Geschlechter nicht sehr verschieden; es ist aber das Weibchen von *H. Janira*, welches einen sehr auffallenden hellbraunen Fleck auf seinen Flügeln hat. Ferner haben die Weibchen von *Colias edusa* und *hyale* orange oder gelbe Flecke auf dem schwarzen Randsaume, die bei den Männchen nur durch dünne Striche angedeutet sind; bei *Pieris* sind es die Weibchen, welche mit schwarzen Flecken auf den Vorderflügeln verziert sind, dieselben sind bei den Männchen nur teilweise vorhanden.

Es ist eine sehr bemerkenswerte Tatsache, daß bei Nachtschmetterlingen die Geschlechter hinsichtlich ihrer Färbung kaum jemals bedeutender voneinander abweichen. DARWIN gedenkt eines amerikanischen Nachtfalters (*Saturnia Io*), dessen Vorderflügel beim Männchen tiefgelb und mit purpurroten Flecken gezeichnet sind, während die Flügel des Weibchens purpurbraun und mit grauen Linien verziert erscheinen. Bei manchen europäischen Gattungen haben die Männchen weißere Unterflügel als die Weibchen (*Agrotis exclamationis*). Bei dem Hopfenspinner (*Hepialus humuli*) ist der Unterschied auffälliger. Das Männchen ist rein weiß, das Weibchen gelb mit dunkleren ziegelroten Schrägstreifen und Flecken.

Daß die in so zahlreichen Fällen vorhandene Verschiedenheit der Färbung beider Geschlechter bei Insekten und namentlich Schmetterlingen eine besondere biologische Bedeutung, einen „Zweck" hat, kann füglich nicht bezweifelt werden. Die Frage ist nur, welcher Art diese Zweckmäßigkeit ist, und hier ist die Entscheidung, wie man leicht sieht, nicht so leicht, wie in den bisher betrachteten Fällen, wo die besondere Färbung stets dem Schutze des Trägers im weitesten Sinne des Wortes dient. Ohne jeden Zweifel gehören hierher auch manche Fälle von Geschlechtsfarben. Als schützende Mimicry muß beispielsweise die schon erwähnte, sehr vom Männchen abweichende Färbung des Weibchens von *Diadema nisippus* gelten, die sich nach WALLACE einfach dadurch erklärt, „daß das Weibchen einer ungenießbaren *Danais* gleicht und auf diese Weise Schutz hat, wenn es, ebenso wie dieses Insekt, seine Eier auf niedrig wachsende Pflanzen legt. In gleicher Weise erklärt sich die bunte und lebhafte Färbung der Weibchen von *Pieris pyrrha* und *lorena* durch die Aehnlichkeit mit einigen Arten ungenießbarer Heliconiden derselben Gegend, sowie die glänzend metallblaue Farbe des Weibchens von *Diadema anomala*,

indem es dadurch die getreue Nachäfferin der schönen Färbung der auf den Sundainseln sehr häufigen ungenießbaren *Euplaea midamus* wird und so Schutz findet.“ (Wallace.) Der wunderbare, schon erwähnte Trimorphismus des Weibchens von *Papilio Merope* ist ebenfalls als schützende Mimicry mit ungenießbaren Faltern zu deuten. So erklärt sich endlich auch die höchst auffallende Färbung des Weibchens von *Adolias dirtea* (s. oben) als schützende Anpassung an die Umgebung.

Ein höchst auffallendes Beispiel geschlechtlicher Farbenverschiedenheit liefert *Epicalia Acontius*, von welchem Männchen und Weibchen noch von Westwood in dem Prachtwerke über die Tagfaltergattungen zu zwei verschiedenen Gattungen gestellt wurden, zwischen die er nicht weniger als 15 andere einschob, den Mann zu *Epicalia*, das Weib zu *Myscelia*. Fabricius hatte das Männchen als *Papilio Antiochus*, das Weibchen als *Pap. Medea* beschrieben (Abbildung bei Fritz Müller, Kosmos, Bd. 4, p. 285). Die Grundfarbe ist bei beiden Geschlechtern schwarz, beim Männchen von samtartigem Aussehen; die Zeichnungen sind beim letzteren leuchtend orange, beim Weibchen blaß-schwefelgelb. Die Flügel werden bei diesem so gehalten, daß die Flecken aller vier Flügel drei gerade, gleichlaufende Querbinden bilden, welche durch gleichgefärbte Flecken auf dem Leibe des Falters vervollständigt werden. Eine ganz schwache Zeichnung kehrt wieder bei einer ganzen Zahl von Arten derselben und verwandter Gattungen. So zeigt das Weibchen von *Myscelia Orsis* genau dieselben drei gleichlaufenden Fleckenreihen, ebenso bei *Epicalia Chromis*; bei *Myscelia Cyaniris* bilden die Flecken sechs statt drei Querbinden (weiß auf blauem Grunde), beim Weibchen von *Epicalia Numilia* sind die Flecken großenteils geschwunden und eine breite gelbe Binde geht auf den Vorderflügeln schief vom Vorderrande nach der Hinterecke zu.

Bei Käfern gibt es nur einige wenige Ausnahmen von der ziemlich allgemeinen Regel, daß die beiden Geschlechter gleich gefärbt sind. Darwin erwähnt, daß die Männchen der Gattung *Pyrodes* etwas dunkler und röter sind als die glänzend goldgrünen Weibchen. Bei einer Species ist das Männchen goldgrün, das Weibchen aber reich mit Rot und Purpur geschmückt. In der Gattung *Esmeralda* weichen die Geschlechter in der Färbung so sehr ab, daß sie als verschiedene Arten beschrieben wurden; bei einer Species sind beide glänzend grün, aber das Männchen hat einen roten Thorax. Im ganzen sind, wie Darwin bemerkt, die Weibchen derjenigen Prioniden, bei denen die Geschlechter verschieden sind, reicher gefärbt als die Männchen.

„Hunderte von anderen Beispielen könnten, wie Wallace (l. c. p. 413) sagt, herangezogen werden, wo das Weibchen entweder dunkler und matter gefärbt ist als das Männchen, oder wo es in anderer Weise durch Nachäffung ungenießbarer Arten geschützt ist und jeder, der die weiblichen Schmetterlinge in langsamem Fluge die Pflanzen hat suchen sehen, wird einsehen, wie wichtig es für sie sein muß, dabei von den insektenfressenden Vögeln verschont zu bleiben und nicht etwa ihre Aufmerksamkeit durch zu auffallende Farben auf sich zu lenken.“

Die viel größere Schwierigkeit des Problems liegt aber nicht sowohl auf Seite der in der Mehrzahl der Fälle matter gefärbten Weib-

chen, als vielmehr auf jener der oft so überaus prachtvoll und glänzend gefärbten Männchen. Die Ansichten, welche hierüber geäußert wurden, sind recht verschiedenartig. Nach DARWIN scheint es „unmöglich, anzunehmen, daß die brillanten Farben von Tagschmetterlingen und einigen wenigen Nachtfaltern im allgemeinen zum Zwecke des Schutzes erlangt worden seien". Er bemerkt, „daß ihre Färbungen und eleganten Zeichnungen oft so, als wenn es auf eine Entfaltung derselben abgesehen sei, angeordnet sind und dem Anblicke dargeboten werden" (Abstammung des Menschen, Bd. 1, p. 414). Er kommt also zu der Vermutung, „daß die Weibchen im allgemeinen die brillanter gefärbten Männchen vorziehen oder von diesen am meisten angeregt werden" und so durch „geschlechtliche Zuchtwahl" zur Entstehung immer glänzenderer Färbungen und Zeichnungen geführt haben.

Berücksichtigt man die erstaunliche Farbenpracht vieler Schmetterlinge, die wundervolle Zusammenstimmung der Einzelfarben und die vollendete Eleganz der Zeichnung, welche auch nach unserem Empfinden fast immer besteht, so wird es nicht ganz leicht, der DARWINschen Auffasung, wenigstens in bezug auf so niedrig stehende Organismen wie Insekten, zuzustimmen und es erhebt sich gebieterisch der Wunsch, zu erfahren, welche der Beobachtung entnommene Beweise sich zugunsten derselben wohl beibringen lassen. DARWIN selbst möchte den Lepidopteren „hinreichende geistige Fähigkeiten" zuschreiben, um „helle Färbungen zu bewundern" und weist darauf hin, daß sie sicher Blüten durch deren Färbungen finden. Aber wenn man dies auch zugeben will, so ist doch noch ein weiter Schritt zu der Annahme eines sozusagen ästhetischen Empfindens. FRITZ MÜLLER gibt an, daß mehrere Arten von Schmetterlingen in Südbrasilien eine unverkennbare Vorliebe für gewisse Farben vor andern zeigen: er beobachtete, daß sie die brillanten roten Blüten von 5 oder 6 Gattungen von Pflanzen sehr häufig aufsuchten, aber niemals die weiß oder gelb blühenden Arten derselben oder anderer Gattungen, die in dem nämlichen Garten wuchsen. Ein solches Verhalten dürfte man gewiß als ein den „geistigen Fähigkeiten" der Schmetterlinge durchaus entsprechendes bezeichnen; wenn aber derselbe ausgezeichnete Forscher gelegentlich einer Besprechung der Geschlechtsfarben bei *Epicalia Acontius* (Kosmos, Bd. 4, p. 290) den Umstand, daß die schwefelgelben Flecken der Flügel des Weibchens bei einer ganz bestimmten gegenseitigen Lage derselben, und zwar nur dann, drei gleichlaufend über alle vier Flügel hinwegziehende Querbinden bilden, nur durch den „Schönheitssinn eines prüfenden Auges" erklären zu können vermeint, so muß dies sicher als eine viel zu weitgehende Behauptung bezeichnet werden, deren Begründung nichts weniger als überzeugend wirkt. „Wenn wir (bei Schmetterlingen) etwa eine gerade Linie sehen, die ununterbrochen über die Oberseite der Vorder- und Hinterflügel hinwegzieht und zwar nur bei einer einzigen, ganz bestimmten Haltung der Flügel, wie sie der Schmetterling beim Fliegen oder beim Sitzen mit ausgebreiteten Flügeln annimmt, während bei jeder anderen gegenseitigen Lage der Flügel die Linie entweder unterbrochen oder geknickt erscheint, da dürfen wir mit an Gewißheit grenzender Wahrscheinlichkeit behaupten, daß ein überwachendes Auge bei der Entstehung

dieser Linie mitgewirkt hat." „Wahrscheinlich waren es", so fährt Müller mit Rücksicht auf den speziellen Fall (*Epicalia Acontius*) fort, „die Weibchen, welche, unter den Männchen wählend, zuerst bei diesen die eigentümliche Zeichnung ausbildeten. Später wurde dieselbe auch auf die Weibchen übertragen und hat sich bei ihnen in mehreren Arten bis auf den heutigen Tag erhalten. Der Geschmack der Weibchen änderte sich im Laufe der Zeit und dadurch wurden die Männchen vollständig und Zeichnung und schmückende Farbe der Flügel völlig verändert."

Es will mir scheinen, daß dieser Argumentation eine Kette von Hypothesen zugrunde liegt, die man doch wohl zum mindesten als unerwiesen, vielleicht aber auch als unberechtigt wird bezeichnen müssen. Denn ich glaube kaum, daß man ohne Voreingenommenheit für eine bestimmte theoretische Auffassung so ohne weiteres der Behauptung Fr. Müllers beipflichten würde, „daß nur der Schönheitssinn eines prüfenden Auges" bestimmte Zeichnungselemente hervorrufen, bzw. verändern konnte und daß demnach den Weibchen vieler Schmetterlinge ein höchst entwickelter ästhetischer Sinn zuzuschreiben sei.

Wir finden Schmetterlinge schön, wie wir auch Blumen schön finden. Es wird aber auch der begeistertste Anhänger der Sprengel-Müllerschen Blumentheorie kaum ernsthaft behaupten wollen, daß die wunderbare Mannigfaltigkeit der Formen, Farben und Zeichnungen der Blüten auf ein ästhetisches Wohlgefallen seitens der Insekten zu beziehen sei. Blumenfarben haben sich wie Blumendüfte entwickelt als Mittel, um die die Kreuzung besorgenden Insekten anzulocken. Das, worauf es ankommt, ist also in erster Linie möglichste Sinnfälligkeit der Blumen, nicht aber Schönheit. Nach Herm. Müller hätte man eine Wechselwirkung zwischen Blumen und Insekten auch in dem Sinne anzunehmen, daß die unter dem Einfluß der Kreuzungsvermittler entstandene Farbenpracht und die Düfte der Blumen ihrerseits auch wieder auf jene zurückwirkte und ihren Farben- und Geruchssinn steigerte, so daß unter Mitwirkung geschlechtlicher Zuchtwahl „das buntfarbige Kleid der Schmetterlinge vielleicht als mittelbar durch die Farben und Düfte der Blumen bedingt aufgefaßt werden dürfe und müsse". Es wird darauf hingewiesen, daß in vielen Fällen blumenbesuchende Insekten und vor allem Tagschmetterlinge sich durch prächtige Färbung auszeichnen und in dieser Beziehung mit den Blumen selbst rivalisieren. Auch unter den Fliegen sind die blumeneifrigsten, die Schwebfliegen, oft durch schöne Farben ausgezeichnet und auch bei nackten Bienen ist ein prächtiger Metallglanz etwas sehr gewöhnliches. Fritz Müller möchte auch solche Fälle, wie z. B. die glänzenden Farben gewisser brasilianischer *Euglossa*-Arten auf geschlechtliche Zuchtwahl beziehen, unter deren Einfluß sich jene Tiere „begabt mit hochentwickeltem Farbensinn" und sich „mit unverkennbarem Wohlbehagen (! B.) an den Farben der Blumen weidend, ganz wohl mit glänzendem Smaragdgrün oder Azurblau schmücken konnten". Mit den Beweisen steht es aber hier, wie mir scheint, nicht besser als bei den Schmetterlingen. Herm. Müller erwähnt ferner, daß manche schön gefärbte blumenbesuchende Käfer, wie z. B. der prächtig metallisch grüne *Cryptocephalus sericeus* und *Anthaxis nitidula* eine „Neigung zu glänzenden Farben" erkennen lassen, die sich darin „unverkennbar" aus-

spricht, daß sie „besonders lebhaft gelbgefärbte Blumen aufsuchen" (? B.). Grant Allen spricht sogar von einer direkten Einwirkung des Farbensinnes auf die tierischen Hüllen. Er behauptet, daß die Farben der Insekten im allgemeinen diejenigen der Blumen, die sie besuchen, wiederholen. An diesen Behauptungen hat schon Wallace die nötige Kritik geübt. „Es scheint mir", sagt er (Darwinismus, p. 515), „daß wir bei der Annahme einer Vorliebe für Farben um ihrer selbst willen bei Insekten (und Vögeln) und bei dem Zuteilen eines dem unsrigen ähnlichen ästhetischen Geschmacks an diese Tiere uns ebenso weit von der Wahrheit entfernen, wie die Schriftsteller, welche die Biene für einen guten Mathematiker und die Konstruktion der Waben für Ausfluß eines hoch entwickelten mathematischen Instinktes hielten."

Diejenige Frage, welche offenbar zuerst sicher entschieden sein muß, ehe man in bezug auf Insekten von einer wissenschaftlichen Begründung der Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl überhaupt reden kann, ist gewiß die, ob und inwieweit überhaupt bei Schmetterlingen eine geschlechtliche Auswahl bestimmter Individuen seitens der Weibchen bzw. Männchen stattfindet. Sieht man sich in der Literatur nach etwaigen Beobachtungen in dieser Richtung um, so fällt die Ausbeute sehr gering aus. Darwin selbst hat so gut wie gar nichts beigebracht. Er bezeichnet die Werbung der beiden Geschlechter bei Schmetterlingen als „eine langwierige Angelegenheit". „Die Männchen kämpfen zuweilen aus Eifersucht miteinander und man sieht oft, wie viele um ein und dasselbe Weibchen herumjagen oder sich um dasselbe versammeln. Wenn nun, so fährt Darwin fort, die Weibchen nicht ein Männchen dem anderen vorziehen, so muß die Paarung dem bloßem Zufalle überlassen sein und dies scheint mir durchaus nicht der wahrscheinliche Ausgang zu sein." Die Schwäche dieser Beweisführung hat schon Wallace mit Recht hervorgehoben und es als die natürlichste Folgerung aus den erwähnten Tatsachen bezeichnet, „daß die Männchen um den Besitz des fast passiven Weibchens kämpfen, und daß das kräftigste und energischste, das ansdauerndste oder mit den stärksten Flügeln versehene sie gewinnt". In keinem Falle scheint es aber bewiesen, daß die Weibchen durch die Farbe der Männchen beeinflußt werden oder überhaupt irgendeine Freiheit der Wahl besitzen, während viele direkte Beweisangaben auf das Gegenteil hinweisen (Wallace). Indessen macht sich gerade hier der Mangel genauer und sorgfältiger biologischer Beobachtungen nur allzu sehr geltend und wenn sich auch vielleicht solche zerstreut in entomologischen Zeitschriften finden mögen, so übersteigt es doch die Kräfte des einzelnen, vielleicht solche nur gelegentlich erwähnte Bemerkungen zu sammeln. Das Interesse aber, welches jede derartige Beobachtung für die allgemeinsten Fragen besitzt, sollte ein Ansporn für Sammler und speziell Lepidopterologen sein, aus dem reichen Schatze ihrer Erfahrungen das theoretisch Wichtige an allgemein zugänglicher Stelle zu veröffentlichen. In einem im 10. Bd. (5. Jahrg.) des „Kosmos" enthaltenen beachtenswerten Aufsatz: Ueber den Ursprung der sekundären männlichen Geschlechtscharaktere von Wilh. v. Reichenau finden sich einige wichtige hierher gehörige Angaben über Geschlechtswerbung bei Insekten. Es sei gleich vorwegs bemerkt, daß dieselben der Darwinschen Hypothese nicht günstig sind.

Die außerordentliche Bedeutung, welche der Geruchssinn bei vielen (vielleicht allen) Nachtschmetterlingen für das Auffinden der Weibchen und deren endliche Befruchtung besitzt, ist eine allen Sammlern bekannte Tatsache. v. Reichenau hat hierüber sehr überzeugende Versuche an *Liparis dispar* und anderen Schmetterlingen angestellt. Er kommt zu dem Resultat, daß die Weibchen unbedingt willig zum Paarungsakte, „dabei aber vollständig passiv in bezug auf die Individualität des Männchens sind, von dem sie (bei *Liparis*) in den meisten Fällen kaum jemals die Oberfläche der Flügel zu sehen bekommen. Von Wahl kann keine Rede sein". Bestätigend mögen noch die Aeußerungen eines der ersten Forscher auf dem Gebiete der Biologie einheimischer Schmetterlinge, Adolf Rösslers, erwähnt werden: „Die Weiber", sagt er, „selbst vieler Tagfalter (z. B. *Limenitis Iris*), ganz entschieden aber die der Spinner, erwarten regungslos nach ihrer Entwicklung aus der Puppe zunächst die Befruchtung. Erst nach derselben beginnt ihre Aktivität, insbesondere Flug, um die Eier an die Nahrungspflanzen zu verteilen. . . . Das Weib gehört dem ersten Mann, der es findet, das kann wohl der schnellste und schärfstwitternde sein — aber ebensogut ein ganz in der Nähe ausgekommener verkrüppelter oder gänzlich entfärbter. Von einer Wahl durch das Weib kann gar keine Rede sein."

Schulte lenkte Darwins Aufmerksamkeit unter anderem darauf, daß bei *Diadema bolina* die prachtvolle blaue Farbe, welche die weißen Flecke umschließt, dann sichtbar wird, wenn man nach dem Kopfe des Falters hinblickt und Aehnliches gilt von vielen Schillerfarben. Man hat gleichwohl die Ansicht ausgesprochen, das Weibchen sähe diese Farbenschönheit, wenn das Männchen ihm nahekomme, und daß geschlechtliche Zuchtwahl ihre Veranlassung sei. Nun fliegt aber, wie Wallace (Darwinismus, p. 418) bemerkt, „in den meisten Fällen das Männchen dem Weibchen nach und flattert über ihm in einer Weise, die es ihm so gut wie unmöglich macht, irgendwelche besondere Farben und Muster auf der oberen Fläche seiner Flügel zu sehen; um das zu können, müßte das Weibchen höher aufsteigen als das Männchen und demselben entgegenfliegen, also es aufsuchen, und das ist gerade das Gegenteil von dem, was tatsächlich vor sich geht". Demgegenüber behauptet freilich Poulton, daß, wenn gewisse Schillerfarben der Männchen nur aus einer besonderen Richtung deutlich erkannt werden können, dies immer jene sei, aus der das Männchen bei der „Werbung" vom Weibchen gesehen wird. Daß eine solche wirklich besteht, scheint Poulton für erwiesen zu halten. Ihm zufolge lassen sich bei der Werbung der Schmetterlinge in der Regel drei Stadien unterscheiden (Colours, p. 333): Zunächst erblickt das Männchen ein Weibchen und nähert sich ihm, dann fliegen beide hintereinander her und endlich setzt sich das Weibchen nieder, während das Männchen noch darüber flattert. In jedem Stadium soll die Oberseite der Flügel dem Weibchen von Zeit zu Zeit sichtbar werden. Ehe nicht genauere Beobachtungen vorliegen, darf man wohl begründete Zweifel hegen, ob der Hergang wirklich ein solcher ist.

Schon eher könnte man bei den Tagfaltern, und auf diese bezieht sich ja ganz vorwiegend die Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl bei Insekten, an eine Rolle des Gesichtssinnes beim Auffinden der Weibchen denken. Schon Darwin gedenkt der außer-

ordentlichen Neigung der Weißlinge (*Pieris brassicae*) auf alles zuzufliegen, was nur einigermaßen einem Weißling ähnlich sieht, auf Papierschnitzel ebensowohl, wie auf andere verwandte Pieriden (beiläufig bemerkt nicht eben ein Zeichen sehr genauer Wahrnehmung und offenbar mehr veranlaßt durch die Bewegung eines hellen Objektes). „Der schwache Senfweißling (*P. sinapis*) hat zuweilen unter solchen übermütigen Angriffen zu leiden." Oft sieht man 6, 8, ja ein Dutzend kampflustiger männlicher Kohlweißlinge „in wirbelnder Balgerei häuserhoch aufsteigen". „Hierbei verlieren sie manches Schüppchen und selbst manches Stück ihrer Flügel, so daß sie schließlich oft ganz zerfetzt gefunden werden. Das Auge ist es, welches die Kämpen, welches die Geschlechter bei den Tagfaltern zusammenführt." (v. Reichenau.) (So sehr das erstere zutreffend sein mag, so wenig läßt sich, wie noch zu zeigen sein wird, das letztere behaupten.) „Inzwischen verhalten sich die Weibchen ganz passiv und sitzen mit halbgeöffneten Flügeln und erhobenem Hinterleib im Sonnenschein eines Gatten harrend." v. Reichenau sah hierbei das Weibchen immer willig, das Männchen dagegen sehr oft, ja bei weitem in den meisten Fällen, nur das Weibchen umtändeln und dann ohne eine Begattung ernstlich versucht zu haben, wieder von dannen ziehen. „Das Minnespiel, das Umflattern der Männchen regt entschieden die Weibchen in höherem Grade an." v. Reichenau erzählt, wie ein braunes Weibchen von *Lycaena argus* von drei Männchen umflattert und darauf auf derselben Nelkenblüte umschritten wurde und wie dann das Dazwischenkommen eines der Männchen das zitternd flatternde Weibchen zur Begattungsvollziehung bewog. Das Weibchen vollzog keine Wahl. Wie die Weißlingsarten verhalten sich auch die Scheck- und Perlmutterfalter, indem sie auf alle Verwandten Jagd machen und oft nach erbittertem Kampfe erst ihren Irrtum gewahren. Am eifersüchtigsten unter allen Tagfaltern scheint aber der gemeine *Alexis*-Bläuling zu sein. Mit gespreizten Flügeln sitzen die Geschlechter auf Blumen oder auf der Spitze von Grashalmen und sonnen sich, wobei die Männchen auf alles acht haben, was vorbeifliegt. Vorzugsweise bekämpfen sie die eigene Art und die nahverwandten Bläulinge; doch nicht genug hiermit, wagen sie sich auch an Weißlinge und selbst an den großen Schwalbenschwanz mit Verlust ihrer Schönheit die arglos Vorüberziehenden in die Flucht schlagend." (v. Reichenau.)

Man sieht also, es handelt sich im wesentlichen um eine Rivalität und Kämpfe der Männchen untereinander, wobei das Weibchen anscheinend ganz passiv bleibt und wenngleich die Tagfalter ihre Rivalen sowohl, als ihre Weibchen mittels des Gesichtssinnes aufsuchen, so ist es doch nach v. Reichenau höchst wahrscheinlich, „daß die Geschlechtsbestimmung und Blutsverwandtschaft (Species) erst in nächster Nähe durch den Geruchsinn ermittelt wird". Darwin legt ein großes Gewicht darauf, daß bei vielen Schmetterlingen die farbigen Stellen mehr oder weniger offen entfaltet werden, und daß sie offenbar in Beziehung zu einem Beobachter stehen müssen (? B.), indessen wird man sehr zur Vorsicht gemahnt, wenn man die zahllosen Fälle von Schreck-, Lock- und Trutzfarben berücksichtigt, wo die lebhaftesten und auffälligsten Färbungen ohne jeden Zweifel dem Schutze des Trägers dienen. Darwin hat außerdem selbst Fälle angeführt, wo bei Schmetterlingen brillante Färbungen so angebracht sind, daß sie zum Schutze dienen können, wie z. B.

die Augenflecke auf den Hinterflügeln der Nachtfalter, auf die die Vögel stoßen und die also die lebenswichtigen Teile retten. Solche Stellen werden dann in der Tat offen und mit einer gewissen Absichtlichkeit zur Schau getragen. So berichtet Fritz Müller, daß in Südbrasilien 3 Arten von *Castura* gefunden werden; bei zweien sind die Hinterflügel dunkel und stets von den Vorderflügeln bedeckt, wenn diese Schmetterlinge ruhen; die dritte Art aber hat schwarze, schön mit Rot und Weiß gefleckte Hinterflügel, und diese werden vollständig ausgebreitet und entfaltet, sobald nur immer der Schmetterling ruht. Nach Wallace ist es sehr bemerkenswert, „wie sehr allgemein die schwarzen Stellen, die Augen und die glänzenden Farbenflecken an den Spitzen, den Rändern und auf den Flügelscheiben liegen; da nun die Insekten beim Fliegen notwendig sichtbar und dann den meisten Angriffen seitens der insektenfressenden Vögel ausgesetzt sind, so ist die Lage der auffälligen Stellen in einer gewissen Entfernung wahrscheinlich ein wahres Schutzmittel für sie.“ Die gemeinen Gelbbandeulen (*Triphaena*) fliegen, wie Darwin berichtet, oft während des Tages oder des frühen Abends herum und sind dann wegen der Farbe ihrer Hinterflügel sehr auffallend. „Man würde natürlich hier denken, daß dies eine Quelle der Gefahr sei; aber Jenner Weir glaubt, daß dies faktisch ein Mittel zur Sicherung ist, denn die Vögel stoßen auf diese glänzend gefärbten und zerbrechlichen Flächen statt auf den Körper. So tat z. B. Weir ein kräftiges Exemplar von *Triphaena pronuba* in seine Volière, welches sofort von einem Rotkelchen verfolgt wurde; da aber die Aufmerksamkeit des Vogels sich auf die gefärbten Flügel richtete, so wurde die Motte nicht eher als nach ungefähr 50 Versuchen gefangen und nachdem kleine Partien der Flügel wiederholt abgebrochen worden waren.“ (Transact. Entomol. Soc., 1869, p. 23.) Vielleicht sind in gleicher Weise auch die oft lebhaft (rot, blau) gefärbten Hinterflügel mancher Acridier zu erklären, die nur beim Fliegen sichtbar werden. Nicht leicht zu erklären ist auch die so sehr auffallende Weißfärbung der Pieriden (Weißlinge). Eimer ist der Meinung, daß diese meist langsam fliegenden Falter von den Vögeln deshalb nicht sehr verfolgt werden, weil sie ihnen eine nicht besonders angenehme Speise sind. Dafür spricht eine interessante Beobachtung, welche Eimer in der „Entstehung der Arten“ mitteilt. Am Ausfluß einer Quelle saßen Hunderte von Weißlingen und Bläulingen um zu trinken. Steinschmätzer hatten eine wahre Verwüstung unter den Faltern angerichtet. Doch ließen sie die Körper der Pieriden zumeist angebissen liegen. Wallace (Westminster Review, July 1867, p. 16) gibt an, daß auf den malayischen Inseln und in den brasilianischen Wäldern viele häufige und auffallend dekorierte Schmetterlinge nur schwache Flieger sind, trotzdem sie in ihren Flügeln eine große Fläche besitzen, und „oft werden sie mit durchbohrten und gebrochenen Flügeln gefangen, als wenn sie von Vögeln ergriffen worden wären. Wären die Flügel im Verhältnis zum Körper viel kleiner gewesen, so würde das Insekt, wie es scheint, wahrscheinlich häufiger an einem wichtigen Teile getroffen oder durchbohrt worden sein und deshalb kann wohl die Zunahme der Flächenausdehnung der Flügel indirekt eine Wohltat für das Insekt gewesen sein.“ (Wallace.)

Poulton hat zur Unterstützung der Annahme einer geschlechtlichen Zuchtwahl darauf hingewiesen, daß bei Insekten (und auch

Vögeln) lebhafte Farben auf den Flügeln nur dann zur Entwicklung gelangt sind, wenn diese nicht zu rasch bewegt werden, wodurch die Sichtbarkeit der Farben naturgemäß leiden würde. In der Tat finden wir, daß die schönstgefärbten Tagfalter im allgemeinen langsam flatternd sich bewegen, während Hymenopteren, Dipteren u. a. meist glashelle Flügel haben. Desgleichen erscheinen die Flügel der Kolibris immer viel weniger glänzend gefärbt als der Körper. Wenn aber POULTON daraus schließen will, daß dies so sei, weil es den Weibchen die Wahrnehmung der Schönheit der Männchen erleichtert, so kann man dies nicht für gerechtfertigt halten, da sich dieselbe Tatsache mit jeder anderen Theorie der betreffenden Farben ganz ebensogut würde vereinen lassen.

Man sieht aus den angeführten Beispielen, wie außerordentlich vorsichtig man bei Beurteilung des biologischen Wertes einer auffälligen Färbung sein muß und wie wichtig, ja unentbehrlich es ist, die Lebensweise einer Schmetterlingsart, bzw. beider Geschlechter einer solchen im Freien auf das genaueste zu erforschen, ehe in der einen oder anderen Richtung entschieden werden kann.

Eine besondere Schwierigkeit scheinen der Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl auch noch jene schon erwähnten Fälle zu bereiten, wo umgekehrt die Weibchen lebhafter gefärbt sind als die Männchen. Hier haben, wie DARWIN annimmt, die Männchen die schöneren Weibchen gewählt und haben dadurch langsam deren Schönheit erhöht. Es wurde jedoch schon früher gezeigt, daß eine Anzahl der merkwürdigsten derartigen Fälle (*Pieris pyrrha*, *maleuka* und *lorena*, *Diadema*-Arten) sich als Mimicry des Weibchens mit nichtgenießbaren am gleichen Orte lebenden Schmetterlingen ganz anderer Familien herausstellen. Es bleiben aber andere Fälle übrig, die DARWIN für seine Auffassung geltend macht. Bei manchen unserer einheimischen Pieriden sind die Weibchen mit schwarzen Flecken auf den Vorderflügeln geziert, die bei den Männchen nur angedeutet erscheinen. „Nun weiß man", fährt DARWIN fort, „daß die Männchen vieler Schmetterlinge die Weibchen während ihres Hochzeitsfluges tragen; in der eben genannten Art aber sind es die Weibchen, welche die Männchen tragen, so daß die Rollen, welche die beiden Geschlechter spielen, umgekehrt sind, wie es auch ihre relative Schönheit ist . . . bei diesen Schmetterlingen übernehmen bei der endlichen Hochzeitszeremonie die Weibchen die tätigere Rolle, so daß wir annehmen dürfen, daß sie dies auch bei der Werbung tun. In diesem Falle können wir sehen, woher es kommt, daß sie die schöneren geworden sind." (DARWIN.) POULTON (Colours of animals) hat diese Angaben, welche DARWIN von MELDOLA mitgeteilt wurden, für *Pieris brassicae*, *rapae* und *napi* bestätigt und auch MELDOLA selbst, obschon nicht überzeugt „von der Wirksamkeit der geschlechtlichen Zuchtwahl beim Hervorbringen der Farben bei Insekten", will doch nicht leugnen, „daß diese Tatsachen DARWINS Ansicht auffallend bestätigen".

Man sieht aus diesem Beispiel sehr klar, wie sehr es darauf ankommt, die Schmetterlinge (und das gilt natürlich von anderen Tieren auch) unter möglichst normalen Verhältnissen vor und bei der Begattung zu beobachten, um über die Zulässigkeit der Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl im gegebenen Falle ein Urteil zu fällen. Daran fehlt es aber, soviel ich finden kann, zurzeit am meisten. Was sichergestellt ist, scheint bloß das häufige Vorkommen eifer-

süchtiger Kämpfe bei den Männchen der Tagfalter, um die es sich ja in erster Linie handelt, zu sein. Daß diese allein ohne einen auswählenden Einfluß seitens des Weibchens nicht imstande sind, Farbe und Zeichnung zu beeinflussen, liegt klar auf der Hand. Ein solcher ist aber bis jetzt nicht beschrieben worden und das ist meines Erachtens der springende Prunkt in der ganzen Frage. Wallace hat daher auch den Versuch gemacht, die geschlechtlichen Farbenunterschiede von anderen Gesichtspunkten aus zu erklären. Als erste Ursache derselben macht er wieder das Bedürfnis nach Schutz geltend, und da nun die Männchen eines solchen weniger bedürftig erscheinen als die Weibchen, so wirke auch die natürliche Zuchtwahl bei jenen nicht so energisch auf Unterdrückung glänzender und sonst auffallender Farben hin, oder, was auf dasselbe hinauskommt, sie sei viel eifriger bestrebt, „bei den Weibchen jene bunten Farben zu unterdrücken, welche sonst normalerweise bei beiden Geschlechtern nach allgemeinen Gesetzen hervorgerufen werden müssen". Hier nimmt also Wallace innere Ursachen als unmittelbar bewirkend an, ein Standpunkt, der, wie noch zu zeigen sein wird, auch heute noch als wohlbegründet gelten darf. „Bei den Männchen der meisten Tiere", sagt er, „namentlich aber bei Vögeln und Insekten, scheint eine Richtung zu gradweiser Verstärkung der Farben vorhanden zu sein, welche sich häufig bis zur Herstellung von metallisch glänzendem Grün oder Blau oder von schön schillernden Farben steigert" (Darwinismus, p. 415). Nach Wallace gibt es viele verschiedene Anzeichen einer regelmäßigen Stufenfolge in der Farben- und Zeichnungsentwicklung bei den verschiedenen Sippen der Schmetterlinge mit dem Anfangsglied einer grauen oder braunen neutralen Farbe: „In der *Aeneas*-Sippe der Gattung *Papilio* haben wir jenen breiten Fleck auf dem Vorderflügel, bei *P. triopas* gelblich, bei *P. bolivar* olivengrün, bei *P. erlaces* bronzefarbig grau mit einem weißen Tüpfel, bei *P. Sphidamas* mehr grünlich lederfarben; diese Farbe ändert allmählich ab bis zu dem schönen Blau des *P. Brissonius* und zu dem strahlenden Grün des *P. Sesostris*. Ganz ebenso lassen sich die dunkelroten Flecke der Hinterflügel schrittweise von gelben oder lederbräunlichen Farbentönen, wie sie in der ganzen Ordnung sehr verbreitet sind, hinauf verfolgen" (l. c. p. 417).

Eine solche offenbar in einer bestimmten Richtung fortschreitende Entwicklung macht sich aber nicht nur bei den Papilioniden, sondern ganz offensichtlich bei allen größeren Gruppen von Schmetterlingen und Käfern (auch anderen Insekten) bemerkbar und es ist merkwürdig, wie wenig man im ganzen auf diese doch so sehr augenfällige Tatsache geachtet hat, obschon sie sich jedem Systematiker und Sammler auf Schritt und Tritt aufdrängt. Ich erinnere hier nur noch an das früher von den Bläulingen Gesagte, sowie besonders auch an die Vanessen. Die ersteren liefern zugleich ein sehr interessantes Beispiel dafür, wie die beiden Geschlechter innerhalb der Gattung sozusagen zwei Entwicklungsreihen bilden, die parallel nebeneinander laufen, aber so, daß die Weibchen hinter den Männchen beträchtlich zurückgeblieben sind. Das gleiche lehrt der oben erwähnte Fall von *Anthocharis*-Arten und deren nächsten Verwandten. Eimer hat bekanntlich diese Tatsachen zur Grundlage

seiner vielangefochtenen Theorie vom „organischen Wachsen“ gemacht, derzufolge nur die gegebene Konstitution (physikal-chemische Zusammensetzung) eines Körpers unter der Einwirkung äußerer Einflüsse zu Umbildungen im Organismus führen kann und zwar zu Umbildungen, welche nur nach wenigen bestimmten Richtungen verlaufen und uns als Merkmale neuer Varietäten bzw. Arten erscheinen.

Ich bin weit entfernt, allen Folgerungen EIMERS mich anzuschließen, und stehe insbesondere seiner Auffassung der Schutzfärbung ablehnend gegenüber, aber eines wird man sicher zugeben müssen, daß eine so gesetzmäßige Veränderung eines Zeichnungs- und Farbengrundplanes, wie sie uns in so vielen Tiergruppen (Gattungen) und ganz besonders schön bei Insekten entgegentritt, nicht als eine Anpassung im Sinne des Schutzes gedeutet werden kann; daß aber auch geschlechtliche Znchtwahl nicht im Spiele gewesen ist, um aus einer Urform alle bekannten Varietäten und Arten zu erzeugen, bedarf gewiß kaum noch besonderer Erwähnung. Auch WEISMANN wirft die Frage auf, „was überhaupt die wunderbar komplizierten Zeichnungen und Farbenmuster der Schmetterlinge bedeuten. In einzelnen Fällen mögen sie Schutzfärbungen sein, in anderen Widrigkeitszeichen, aber es bleibt eine große Zahl von Fällen übrig, auf die weder die eine noch die andere Deutung paßt und die wir nur als reine Naturspiele betrachten könnten, wüßten wir nicht, daß männliche Sexualcharaktere auf die Weibchen übertragen werden können und daß so die Art in allen ihren Individuen total umgefärbt werden kann.“ Man könnte diese Ausdrucksweise vielleicht billigen, keinesfalls aber die Voraussetzung, auf der WEISMANN fußt, daß die männlichen Sexualcharaktere durch geschlechtliche Zuchtwahl erworben wurden. Die Erklärung dürfte vielmehr nach ganz anderer Richtung zu suchen sein, wofür später Gründe beigebracht werden sollen. Ein einziger Blick auf die dem EIMERschen Schmetterlingswerk beigegebenen prächtigen Tafeln läßt erkennen, daß auf Grund der Zeichnung Beziehungen zwischen den einzelnen Gattungen, Arten und Abarten der Schmetterlinge nachgewiesen werden können und die Zusammengruppierung der betreffenden Formen nicht nur rechtfertigen, sondern sogar fordern. Die Abänderungen, welche zur Bildung von Abarten und Arten führen, entsprechen immer einem gewissen Grundplan, sozusagen einem gegebenen Thema. „Keine der Abänderungen am Einzeltier ist zufällig — alle folgen ganz bestimmten Richtungen, und es sind dies die Entwicklungsrichtungen, welche im weiteren die Entstehung ständiger Abarten und Arten im wesentlichen bedingen“ (EIMER). Wenn man zugibt — und das muß man wohl ohne Zweifel in bezug auf Färbung und Zeichnung der Oberseite der Tagfalterflügel — daß es sich hier nicht um eine Schutzfärbung (resp. Zeichnung) handelt, so bleibt für die große Mehrzahl der Fälle gar nichts anderes übrig, als geschlechtliche Zuchtwahl oder die Annahme einer in bestimmter Richtung fortschreitenden Entwicklung, für welche als auslösende Ursachen in allererster Linie äußere (klimatische und andere) Einflüsse gelten müssen. Wenn überhaupt geschlechtlicher Zuchtwahl in diesem Falle eine Bedeutung zukommt, was ich aber für ganz ausgeschlossen halte, da keine einzige Beobachtung dafür spricht, so erscheint es doch absolut undenkbar, daß die feinen und nur bei genauester Be-

trachtung überhaupt sichtbaren Unterschiede vieler Schmetterlingsarten, zumal in den zahlreichen Fällen, wo ein Geschlechtsunterschied in der Färbung überhaupt nicht besteht, auf geschlechtlicher Zuchtwahl beruhen sollten. Dann müßten sich ja Männchen und Weibchen gleichmäßig an der Auswahl beteiligen; wenn dagegen das Männchen dem Weibchen in der Ausbildung der Eigenschaften etwas vorausgeht (männliche Präponderanz), müßte mehr das Weibchen beteiligt sein, im umgekehrten Falle das Männchen, es müßten sich mit einem Worte immer die verhältnismäßig „schöner" gebildeten Tiere aussuchen und paaren, wie es ja Darwin tatsächlich annahm.

Wallace bringt die bei den Männchen im allgemeinen lebhaftere Färbung in Zusammenhang mit der „größeren Energie, Stärke und Lebenskraft des Männchens". „Die Farben eines Tieres werden gewöhnlich während einer Krankheit oder eines Schwächezustandes matt, während robuste Gesundheit und Kraft ihre Intensität steigert. Diese letztere offenbart sich am meisten beim Männchen während der Brunstzeit, wenn die Lebenskraft in ihrem Maximum steht. Die intensivere Färbung des Männchens (die als der normale geschlechtliche Farbenunterschied bezeichnet werden kann) würde durch die Kämpfe der Männchen um den Besitz der Weibchen weiterentwickelt werden. Die stärksten und energischsten sind gewöhnlich imstande, die meiste Nachkommenschaft zu erzeugen, und so würde die Farbenintensität, wenn sie von Kraft abhängt oder mit ihr zusammenfällt, von selbst zunehmen. Da aber Farbenverschiedenheiten von geringen chemischen und mechanischen Veränderungen der Zusammensetzung und des Baues der Organismen abhängig sind und die zunehmende Kraft in ungleicher Weise auf die verschiedenen Teile der Körperdecke einwirkt, so würde dies beinahe mit Notwendigkeit auch zu einer verschiedenen Verteilung der Färbung und also zur Erzeugung neuer Farbenschattierungen und Zeichnungen führen". (Wallace, Kosmos, IV, 1878, p. 196.)

Ganz ähnliche Ansichten wie Wallace hat auch O. Pickard (zit. bei Wallace, Darwinismus, p. 452, Anm.) geäußert (1869): „Ich für meine Person", sagt dieser ausgezeichnete Spinnenkenner, „bezweifle die besondere Anwendung des Darwinismus, nach welcher Eigentümlichkeiten der Männchen in Gestalt, Bau, Farbe und Schmuck den Gelüsten oder der Wahl der Weibchen zugeschrieben werden. Wie es mir scheint, liegt unzweifelhaft in der Organisation der Männchen ein besonderes geschlechtliches Element, das aus eigener Kraft die merkwürdigen Eigentümlichkeiten hervorbringt, welche wir so häufig bemerken, und welche zu gleicher Zeit keinen erdenklichen Nutzen für die Männchen selbst haben. Als Anzeichen hochgesteigerter Lebenskraft kommen sie den schönsten und kräftigsten Individuen des männlichen Geschlechtes zu und weisen darauf hin, daß eben diese sich wohl die besten und meisten Weibchen verschaffen und dann die stärksten und zahlreichsten Nachkommen hinterlassen werden. Hierin würde, wie es mir scheint, die richtige Anwendung der Darwinschen Theorie von der natürlichen Zuchtwahl auf das Geschlechtsleben liegen, denn da die Individuen von großer Lebenskraft zugleich diejenigen sind, welche am meisten zeugen und ihren Nachkommen ihre Eigenschaften vererben, so müssen auch die äußeren Anzeichen der größeren Lebenskraft sich nach und nach immer mehr steigern und nur da in ihrer Entwicklung gehemmt werden, wo sie

in irgendwelcher Hinsicht schädlich würden." Diesen Erörterungen stimmt WALLACE vollkommen zu.

Wenn diese Lehre, der zufolge ein „Ueberschuß an Lebenskraft" (surplus of vital energy) als bewirkende Ursache der besonderen Formen und Farben der Männchen vieler Tiere anzusehen wäre, schon von vornherein der rechten Grundlage zu entbehren scheint, indem man nicht recht weiß, was darunter eigentlich verstanden werden soll, so erwachsen, wie POULTON bemerkt, der Annahme noch besondere Schwierigkeiten aus dem Umstande, daß gerade die prächtigsten und auffallendsten Geschlechtsfarben der Schmetterlinge reine Strukturfarben sind und gar nicht objektiv durch Pigmente vermittelt werden. Man sieht aber absolut nicht ein, wie ein Ueberschuß an Lebenskraft es bewirkt haben sollte, daß sich im gegebenen Falle besondere feine Strukturen an Schuppen oder wie in vielen Fällen dünne Luftschichten in jenen sollten entwickelt haben.

Einen wesentlichen Einfluß auf die Entstehung von Geschlechtsfarben schreibt WALLACE auch dem Bedürfnis nach Erkennungsmerkmalen des Geschlechtes zu. „Wenn die Unterschiede der Größe und Gestalt sehr gering sind, gewährt die Farbe das einzige Mittel einer Erkennung in der Entfernung oder während der Bewegung und solch ein unterscheidender Charakter muß deshalb für fliegende Insekten von besonderem Werte sein, da diese fortwährend in Bewegung, begriffen sind und sich gewissermaßen nur zufällig begegnen." Darauf möchte es WALLACE beziehen, „daß unter den Schmetterlingen nächstverwandter Arten in denselben Gegenden die Weibchen mitunter sich beträchtlich unterscheiden, während die Männchen sich sehr ähnlich sind. Denn insofern diese die schnellsten und höchsten Flieger sind und die Weibchen aufsuchen, würde es offenbar ein Vorteil für sie sein, ihre Genossinnen schon aus der Entfernung zu erkennen. Diese Eigentümlichkeit findet sich bei vielen Arten von *Papilio, Diadema, Adolias* und *Colias*" (WALLACE). Auch gegen diese Deutung lassen sich sehr gewichtige Einwände machen, die sich, wie wir sehen werden, teils aus der Unvollkommenheit des Fernsehens, vor allem aber aus dem Umstande herleiten, daß sich die Geschlechter ganz vorwiegend durch den Geruchsinn suchen und finden. Im übrigen findet, wie POULTON hervorhebt, erfahrungsgemäß eine Paarung zwischen Individuen verschiedener Species bei Schmetterlingen kaum statt, auch wenn eine ganz auffallende Aehnlichkeit zwischen den betreffenden Weibchen besteht (*Colias edusa* var. *helica* und *Colias hyale, Cerura furcula* und *bifida, Leiocampa dictaea* und *dictaeoïdes, Acronycta psi* und *tridens*).

Fassen wir kurz zusammen, was sich aus dem bisher Vorgebrachten an tatsächlichen Befunden ergibt, so ist es im wesentlichen folgendes:

1) In einer sehr großen Zahl von Fällen besteht ein geschlechtlicher Dimorphismus überhaupt nicht. Beide Geschlechter sind gleich gefärbt.

2) Sehr häufig macht sich die männliche Präponderanz durch lebhaftere Färbung geltend; nur selten finden wir ein umgekehrtes Verhalten.

3) In manchen Gattungen läßt sich ganz unverkennbar feststellen, daß die Entwicklungsrichtung der Weibchen dahin geht, die glänzenden Farben der Männchen anzunehmen und so diesen gleich zu werden.

4) Für die Annahme einer „Wahl“ seitens der Weibchen liegen keinerlei zwingende Beweise vor, und es erscheint demnach von biologischen Gesichtspunkten sexueller Zuchtwahl, wenigstens für Insekten, nicht genügend begründet.

Gegen die Lehre von der sexuellen Selektion lassen sich aber vor allem auch von physiologischen Gesichtspunkten aus die gewichtigsten Einwände machen. Man muß sich hier zunächst der besonderen dioptrischen Verhältnisse der „zusammengesetzten“ Augen der Insekten, ihres „musivischen Sehens“ erinnern. So bezeichnete bekanntlich Joh. Müller das Bildsehen, welches durch Anhäufung zahlreicher Sehorgane mit an sich sehr engem Sehfeld und divergierenden Achsen zustande kommt, indem der Gesamtreiz aus den die Einzelorgane treffenden Reizen sich zusammensetzt, wie ein Mosaikbild (musivisches Bild) aus Steinchen. Die Wichtigkeit der Sache mag es rechtfertigen, wenn ich die außerordentlich klare Darstellung hier wiedergebe, welche Grützner (141a) von dem Prinzip des musivischen Sehens gegeben hat.

Stellt man sich vor, daß von beliebigen Gegenständen der Außenwelt unendlich viele, in einem Punkte sich schneidende gerade Linien gezogen seien, und denkt man sich in dieses Bündel konvergierender Linien ganz in der Nähe ihrer Vereinigung eine kleine halbkugelförmige Fläche aufgestellt, deren Mittelpunkt zugleich der Vereinigungspunkt aller der Strahlen der Außenwelt sei, die wir uns gezogen denken, so würde sich auf der Kugelfläche die Außenwelt abbilden, wenn jeder Strahl unabhängig von allen anderen die Fläche träfe.

Es sei in beifolgender Fig. 23 SHH ein vertikaler Schnitt durch einen Teil eines Insektenauges; HH ist die Hornhaut (in Wirklichkeit wäre über jeder einzelnen Abteilung zwischen den dicken, schwarzen, radiär gerichteten Linien eine gebogene Linie als Durchschnitt einer konvexen Linse zu zeichnen). Der äußere Teil des Auges (NNHH) besteht aus einer Menge radiär gerichteter kegelförmiger Stücke, die in ihrer Mitte durchsichtig, voneinander aber durch schwarzes, vollkommen undurchsichtiges Pigment getrennt sind. Sei nun weiter GG_1 irgendein Gegenstand in mäßiger Entfernung vom Auge. Von ihm, insonderheit von den Punkten A, B und G_1 gingen Lichtstrahlen (genauer dünne parallele Lichtbündel) aus. Je einer dieser Strahlen geht gerade durch solch einen durchsichtigen Kegel hindurch und träfe auf die nervöse Haut NN. Es entsteht dann, wie man ohne weiteres sieht, ein verkleinertes aufrechtes Bild auf der Haut NN (der Netzhaut). Denn was von den Punkten A, B und G_1 gilt, gilt auch von allen anderen oder wenigstens sehr vielen Punkten des Objektes GG_1. Nahezu jeder von ihnen wird einen Strahl in einen solchen durchsichtigen Kegel senden können. Alle anderen von ihn ausgehenden Strahlen treffen aber nicht radiär auf das Auge, sondern schräg auf irgendwelchen anderen Kegel, wie z. B. die von A ausgehenden punktierten Strahlen und werden von dem Pigment verschluckt. Jedes Einzelauge besteht aus 13 oder 14 Zellen in stets gleicher Zusammenordnung (Fig. 24): zwei Linsenzellen (Corneagenzellen), von denen die cuticulare Linse stammt, vier Kegelzellen, die den lichtbrechenden Kegel (Kristallkegel) zusammensetzen, und 7—8 Sehzellen (Retinula) mit ihren der Achse des Augenteiles zugekehrten rezipierenden Stiftchensäumen, die zusammen ein stabförmiges Gebilde darstellen (Rhabdom). Es ist klar, daß die Leistungsfähigkeit eines solchen zusammengesetzten Auges mit der Zahl der Einzelaugen zunehmen muß. Bisweilen erreichen solche Augen eine sehr bedeutende Größe (namentlich bei fliegenden Insekten). Nach Hesse sind in einem Auge eines Totenkopfes 12400 Einzelaugen vereinigt, in dem einer großen Libelle 10000, bei einer Hummel 4000, bei einer *Vanessa cardui* 4500.

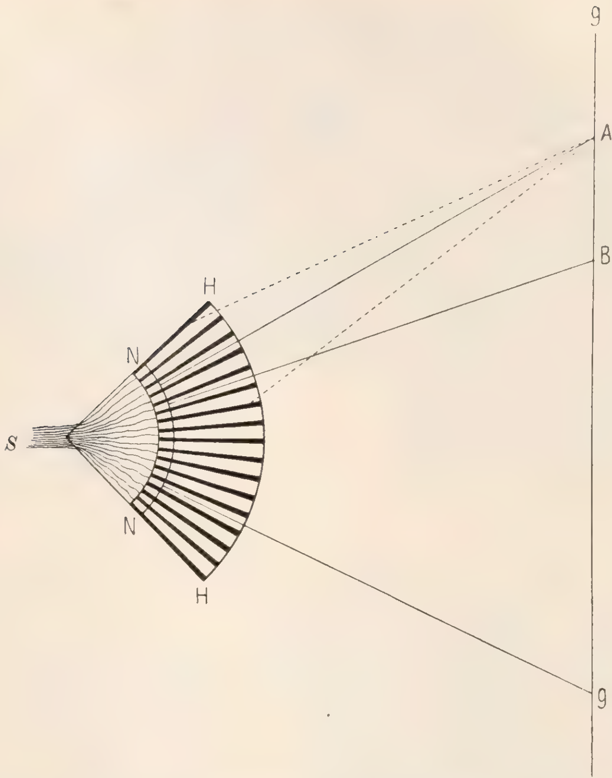


Fig. 23. Schema eines Insektenauges und des Ganges der Lichtstrahlen. (Nach GRÜTZNER.)

Die Nachteile dieser Art des Sehens liegen einmal in der geringen Lichtstärke des Bildes und ferner in der außerordentlichen Kurzsichtigkeit. Dem ersteren Uebelstande ist in vielen Fällen dadurch einigermaßen abgeholfen, daß neben den Facettenaugen auch noch einfache lichtstärkere Stirnocellen in Zwei- oder Dreizahl vorkommen, die vielleicht mehr dem Entfernungssehen dienen. Die Menge des zu den Sehzellen gelangenden Lichtes hängt, wie man leicht sieht, von der Größe der lichteinlassenden Fläche, also der Linsenoberfläche, ab; diese ist bei den Stirnocellen viel bedeutender als bei den Augenkeilen, deren Gestalt infolge ihrer zusammengedrängten Stellung im Facettenauge sehr schlank und deren Oberfläche sehr gering geworden ist. Die Linsenflächen der Augenkeile (Facetten) werden bei gleichem Krümmungsradius der Augenoberfläche um so kleiner, je weniger die Augenkeile divergieren, je genauer also ihre Bildrezeption wird. Daß die Schärfe der Bilder um so größer wird, je mehr Augenkeile innerhalb eines gegebenen Winkels Platz haben, ist leicht einzusehen, da ja ein vor dem Auge befindliches Objekt dann um so mehr Einzelsehfelder (der Elementaraugen) ausfüllen und demnach eine um so differentere Gesamterregung hervorrufen wird. Nach HESSE (l. c.) fassen die Schenkel eines Winkels von 40° im Auge von *Sphinx convolvuli* 50—60 Augenkeile zwischen sich, bei einer großen Libelle (*Aeschna cyanea*) deren 30—60, bei *Dytiscus marginalis* höchstens 30, bei *Zygaena* 20, bei *Forficula* (Ohrwurm) sogar nur 5—6. Ein Stab von 1 m Länge in einer Entfernung von etwa 1,4 m vom Auge steht unter einem

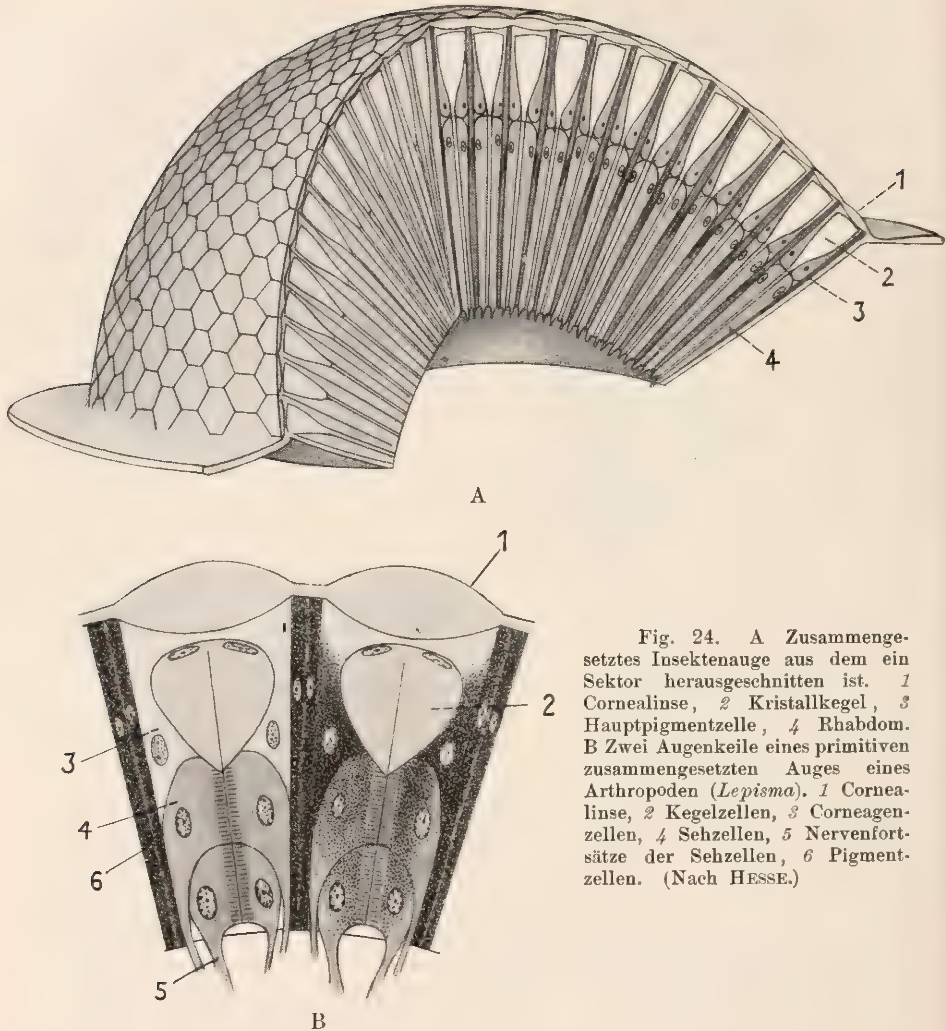


Fig. 24. A Zusammengesetztes Insektenauge aus dem ein Sektor herausgeschnitten ist. *1* Cornealinse, *2* Kristallkegel, *3* Hauptpigmentzelle, *4* Rhabdom. B Zwei Augenkeile eines primitiven zusammengesetzten Auges eines Arthropoden (*Lepisma*). *1* Cornealinse, *2* Kegelzellen, *3* Corneagenzellen, *4* Sehzellen, *5* Nervenfortsätze der Sehzellen, *6* Pigmentzellen. (Nach HESSE.)

Winkel von 40°. Er wird also bei *Sphinx* 50—60 in einer Reihe gelegene Augenkeile erregen usw. und die Deutlichkeit seines Bildes variiert bei den verschiedenen Insekten in dem Maße, wie es obige Zahlen angeben. Er ist daher für den genannten Schmetterling 10mal genauer sichtbar, als für den Ohrwurm. Damit beim Menschen ein solcher Stab nur 50 in einer Linie gelegene Elemente im Auge erregt, muß er mindestens 75 m von demselben entfernt sein (HESSE).

Bei Nachtschmetterlingen wird eine Vermehrung des von einem Außenpunkt zu dem zugeordneten Rhabdom gelangenden Lichtes noch in besonderer Weise erreicht (so auch bei manchen Käfern), indem hier Strahlen, die von einem Punkte ausgehen, zu dem zugeordneten Rhabdom nicht bloß durch den zugeordneten Kristallkegel, sondern auch durch dessen Nachbarkegel gelangen. Es beruht dies darauf, daß, wie EXNER (71a) gezeigt hat, schräg einfallende Strahlen infolge der von der Achse nach außen allmählich abnehmenden Brechkraft der Kristallkegel auf gebogenem Wege durch dieselben hindurchgehen und

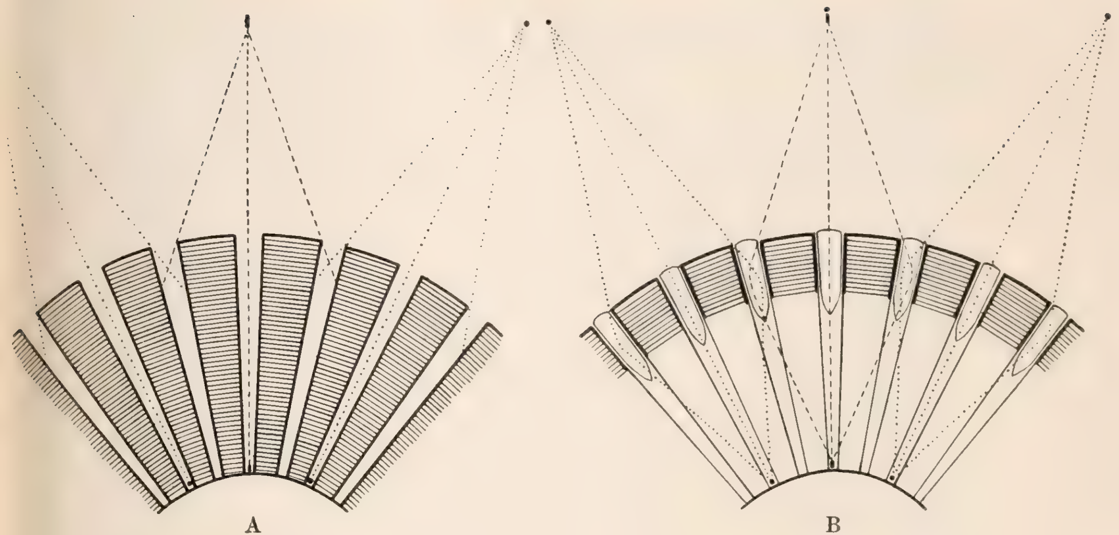


Fig. 25. Schematische Darstellung des Strahlenganges im zusammengesetzten Auge. A Appositionssehen. B Superpositionssehen. (Nach HESSE.)

daher seitlich von der Spitze jedes Kegels austreten und zwar nach der gleichen Seite, von der sie herkommen (vgl. Fig. 25 B). Ist nun der Raum zwischen den Spitzen der Kegel einerseits und den Rhabdomen andererseits wie in den genannten Fällen wirklich frei von Pigment und sind die Rhabdome zugleich soweit von den Kristallkegeln entfernt, daß die von verschiedenen Kegeln her konvergierenden Strahlen auf ihnen zur Vereinigung kommen, so wird natürlich viel mehr Licht zu jedem Rhabdom gelangen als sonst. Bilder, die so gleichsam durch Uebereinanderlagerung von Strahlenbündeln aus verschiedenen Kristallkegeln zustande kommen, hat EXNER Superpositionsbilder genannt, die Bilder im gewöhnlichen Facettenauge dagegen Appositionsbilder (Fig. 25 A). Da bei Nachtschmetterlingen das die Kristallkegel umhüllende Pigment bei Belichtung ziemlich rasch (1—2 Minuten) so weit nach rückwärts wandert, daß es jetzt wie bei Appositionsaugen eine lange Pigmentröhre bildet, die seitlichen Uebertritte des Lichtes von einer Facette zur anderen hindert, so kann man sagen, daß hier Superpositionsaugen funktionell in Appositionsaugen verwandelt werden (Fig. 26).

Das aufrechte Bild im Facettenauge konnte EXNER am Auge des Leuchtkäfers (*Noctiluca*), wo die Kristallkegel mit den Linsen verwachsen sind,



Fig. 26. Pigmentverschiebung in den Facettenaugen einer Eule *(Plusia)*. A Licht (Tag-)Stellung). B Dunkel (Nacht-)Stellung, *a* Rhabdome. (Nach HESSE.)

so daß der ganze lichtbrechende Apparat im Zusammenhang präpariert und von den Weichteilen losgetrennt werden kann, sogar photographisch darstellen.

Bei Tagfaltern mit Appositionsaugen werden wir dem Gesagten zufolge unter allen Umständen mit einer erheblichen Lichtschwäche des Bildes zu rechnen haben. Viel schwerwiegender ist aber noch die große Kurzsichtigkeit jedes Facettenauges. Ein beispielsweise quadratischer Gegenstand, der sich in einer Entfernung von 1 cm vom Auge mit seiner Breite über 10 Einzelsehfelder erstreckt, im ganzen also etwa 100 Sehfelder einnimmt, wird in 2 cm Entfernung nur noch 5 Sehfelder in der Breite und 25 im ganzen ausfüllen und gar in 5 cm Abstand nur noch 2 Sehfelder in der Breite, 4 Sehfelder im ganzen. Die Zahl der erregten Einzelaugen und damit die Intensität des Gesamtreizes muß also zunehmen, wenn ein Gegenstand sich nähert, sie muß abnehmen, wenn er sich entfernt (Hesse). Ganz besonders anschaulich tritt diese Unvollkommenheit des Fernsehens an einem Modell des facettierten Auges hervor, welches Grützner (l. c.) konstruierte. Es besteht dasselbe im wesentlichen aus einem abgestumpften Kegel aus Gips von 8,5 cm Länge mit einer größeren Grundfläche von 7,4 cm und einer kleineren von 3,5 cm Durchmesser. Er wird von 61 konischen Röhren symmetrisch durchsetzt, deren Zentriwinkel 3° 20′ betrug. Richtet man diese Röhren mit ihrem weiten Ende gegen einen hellen Gegenstand, so wird auf einer unmittelbar hinter den kleinen Löchern der kleinen Grundfläche befindlichen matten Glastafel bei Abhaltung fremden Lichtes ein ziemlich deutliches, kleines, aufrechtes Bild des betreffenden Gegenstandes gesehen.

Es ist nun überraschend, zu sehen, wie schnell die Bilder auf der künstlichen Netzhaut mit der Entfernung der Gegenstände vom Auge sich verkleinern und schließlich ganz verschwinden. Grützner berechnet, daß ein Bienenauge auf seiner Retina das Bild eines unmittelbar vor seinem Auge befindlichen Ringes entwerfen und das Tier diesen Ring aller Wahrscheinlichkeit nach ziemlich deutlich sehen würde, wenn er nur 0,06 mm äußeren Durchmesser hätte. Auch Exner gelangte für das Auge des Leuchtkäfers zu ähnlichen Zahlen; es würde auf die Entfernung von 1 cm noch Stäbe eines Gitters erkennen, wenn diese nur 0,22 mm breit sind. Es ist also jedenfalls sicher, daß das Facettenauge für die Wahrnehmung sehr kleiner, ungemein naher Gegenstände Außerordentliches leistet und in dieser Beziehung das menschliche Auge weit übertrifft. Nur mittels stark vergrößernder Apparate (Lupen etc.) könnten wir Aehnliches leisten, ohne diese aber Gegenstände, welche unserem Auge so nahe gebracht werden, bekanntlich gar nicht erkennen. Das deutet wohl darauf hin, daß die Insekten ihr Facettenauge vielfach für Arbeiten in größter Nähe gebrauchen. Schon in der Entfernung eines Millimeters vom Auge, das ist nach Notthaft die mittlere Länge des Radius von der Augenkugel des Bienenauges sieht die Biene längst nichts mehr von dem Ringe. Der äußere Durchmesser des Ringes müßte hier etwa noch einmal so groß sein, damit die Biene ihn als Ring sehen könnte. (Grützner.)

Daß unter diesen Umständen von einer Wahl der Schmetterlingsweibchen auf Grund der Färbung und Zeichnung der Männchen gar nicht die Rede sein kann, scheint mir ganz zweifellos. Auch Weismann erblickte, wie er sagt, in dem musivischen Sehen „längere Zeit hindurch ein Hindernis für die Zurückführung des sexuellen Dimorphismus der Schmetterlinge auf Selektionsprozesse“, indem „wenn jede Facette des Insektenauges, wie Joh. Müller meinte, nur einen Gesichtseindruck vermittelte, selbst Augen mit 12000 Facetten nur sehr rohe und unbestimmte Bilder von Gegenständen geben, die über einige Fuß entfernt wären“. Es beruht auf einem Mißverständnis, wenn er meint, die Lehre Joh. Müllers sei durch Exners Versuche

widerlegt, denn sie besteht auch heute voll und ganz zu Rechte. Viel eher könnte man mit Rücksicht auf Grützners Angaben für das Fernsehen der Insekten die in vielen Fällen vorhandenen einfachen Stirnaugen (Ocellen) verantwortlich machen.

Wenn nun schon aus dioptrischen Gründen die Wahrscheinlichkeit für das Vorkommen einer durch den Gesichtssinn vermittelten geschlechtlichen Zuchtwahl bei den Insekten sehr gering ist, so wäre sie völlig ausgeschlossen, wenn man sich auf den Standpunkt von Hess stellt und ihnen den Farbensinn vollständig abspricht und nur die Unterscheidung von Helligkeitsdifferenzen zuerkennt.

Ungleich wichtiger als der Gesichtssinn scheint für den Geschlechtsverkehr der Schmetterlinge, und zwar sowohl der Nacht- wie der Tagfalter, der Geruchssinn zu sein. Daß Schmetterlingsweibchen imstande sind, Männchen durch von ihnen ausgehende (für uns unwahrnehmbare) Duftstoffe oft aus unglaublichen Entfernungen anzulocken, ist eine allen Sammlern längst bekannte Tatsache. Die betreffenden drüsigen Organe (Schuppen, Haarbüschel) sind neuerdings von Freiling (334a) untersucht worden. In entsprechender Form kommen solche Duftorgane aber auch dem männlichen Geschlechte zu, ja sie erscheinen hier oft außerordentlich stark entwickelt. Gewöhnlich sitzen sie in Gestalt von Duftschuppen an den Flügeln, manchmal aber auch als Büschel langer Dufthaare an den Beinen oder an der Basis des Abdomens. Ueber die Funktion der Duftdrüsen männlicher Lepidopteren äußert sich Deegener in dem neuen Handbuch der Entomologie von Chr. Schröder (Jena, G. Fischer, 1912, p. 31) folgendermaßen: „Man darf annehmen, daß ursprünglich alle Schmetterlinge kleine epidermale Drüsenzellen besaßen, deren Sekret es zunächst den mit feinen Geruchsorganen ausgestatteten Tieren ermöglicht oder doch erleichtert, einander zum Zwecke der Kopulation zu finden. Die beiden Geschlechtern eigenen Drüsen erfuhren dann eine Weiterbildung in den verschiedensten Körperteilen vorwiegend bei den ja gewöhnlich in der Aufwärtsentwicklung vorauseilenden männlichen Tieren, erhielten für ihre Aufgabe besonders spezialisierte cuticulare Bildungen in Gestalt umgeformter Haare und Schuppen und wurden mit verschiedenen Schutzorganen ausgestattet, welche einen Schluß auf die Wichtigkeit der Duftorgane zulassen. Ferner dürfte das Sekret ursprünglich den Duft der Nährpflanze besessen haben; *Pieris napi* duftet wie manche Cruciferen, *Acherontia atropos* wie *Solanum tuberosum, Didonis biblis* wie Heliotrop etc. Daß diese Düfte (Blüten, Obstdüfte) ursprünglich für die Schmetterlinge Lustdüfte waren, welche ihnen die Nahrungsquelle anzeigten, macht es verständlich, daß auch die sexuellen Lustdüfte ganz ähnliche Qualitäten im Interesse der Arterhaltung zu starker Wirkung steigerten. Sie behalten natürlich ihren Einfluß auf das Tier auch dann, wenn für dieses (wie *Hepialus hecta* u. a.) als Imago sekundär Düfte im Interesse der Ernährung nicht mehr in Frage kommen, weil das geschlechtlich aktive Individuum nicht mehr frißt. Bei hoher Ausbildung der Duftorgane kann das Männchen das Aufsuchen des anderen Geschlechtes fast ganz dem Weibchen überlassen, indem es selbst nur dafür sorgt, daß der zum Lockduft gewordene Reizduft der Umgebung möglichst wirksam mitgeteilt wird (Balzflug von *Hepialus hecta, Phassus Schamyl*). Im allgemeinen sind die Duftorgane sexuelle Reizorgane.“

(Bezüglich der abweichenden Auffassung WEISMANNS muß ich auf seine Darstellung in den „Vorträgen über Darwinismus", 3. Aufl., p. 181 verweisen.) Auch v. REICHENAU (l. c.) kommt zu der Ueberzeugung, „daß in letzter Instanz der Geschlechtsduft das Männchen zur Begattung anreizt".

Die neuere Physiologie hat uns gelehrt, die sekundären Geschlechtsmerkmale wenigstens bei den Wirbeltieren mit der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen in Zusammenhang zu bringen, indem man annahm, daß diese letzteren bestimmte Stoffe produzieren und in den Körper abgeben, welche auf die Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere einen Einfluß auszuüben vermögen. Von den für eine innere in diesem Sinne wirksame Sekretion der Geschlechtsdrüsen sprechenden Tatsachen, welche man bei KORSCHELT (191) zusammengestellt findet, seien hier nur einige der wichtigsten angeführt.

Bei Wirbeltieren konnte ganz allgemein ein Einfluß der Ovarien auf die Brunsterscheinungen festgestellt werden; NUSSBAUM (275—277) erzielte in ausgedehnten Untersuchungen bei männlichen Fröschen eine sehr scharf ausgeprägte Wirkung von Hodensubstanz auf die Ausbildung der sekundären Brunstorgane, wenn Hodensubstanz dem Körper von Kastraten nachträglich in irgendeiner Form einverleibt wurde; FOGES (89) beobachtete, daß in kastrierte Hähne transplantierte Hoden die Ausbildung des Kapaunencharakters verhinderten. LOEWY (231) konnte durch Fütterung mit Hodensubstanz bei Kapaunen ein stärkeres Wachstum der Kämme, Bartlappen und des Skelettes hervorrufen. WALKER (403) vermochte sogar Hennen durch Behandlung mit subkutan injiziertem Hodenextrakt männliche Charaktere (stark entwickelte Kämme und Bartlappen, sowie ausgesprochene Streitlust) zu verleihen. In Uebereinstimmung mit früheren Beobachtungen fand auch MEISENHEIMER (245), daß durch Kastration männlicher Frösche die Daumenschwielen zur Rückbildung gebracht und durch den Körper neueingefügte Hodensubstanz zur Regeneration veranlaßt werden. Von größter Wichtigkeit für die Frage nach der Bedeutung der inneren Sekretion der Geschlechtsdrüsen für die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale sind insbesondere die ausgedehnten sehr sorgfältigen Untersuchungen von STEINACH (368, 369), durch welche er zu dem Schlusse gelangt, daß weder die sekundären somatischen, noch die sekundären psychischen Geschlechtsmerkmale unwandelbar ab ovo vorausbestimmt sind. Sie können transformiert, bzw. umgestimmt werden; je früher der Austausch der Pubertätsdrüsen erfolgt, desto umfassender wird ihr fundamentaler Einfluß auf die neue Geschlechtsrichtung des Individuums. Es erscheint notwendig, auf diese Arbeiten noch etwas näher einzugehen, da, wie ich gleich vorwegnehmen will, MEISENHEIMER (244) bei Kastrations- und Transplantationsversuchen an Insekten zu gerade entgegengesetzten Resultaten gekommen ist. STEINACH experimentierte hauptsächlich an Ratten und Meerschweinchen. Durch autoplastische Hodentransplantationen an jungen Tieren erbrachte er den einwandfreien Beweis, „daß die Entwicklung der männlichen Geschlechtsreife unabhängig ist von nervösen, den Keimdrüsen entspringenden Impulsen, und daß sie einzig und allein beherrscht wird von der sekretorischen Funktion der im Hoden weitverzweigten inneren Drüse". Die histologische Untersuchung der transplantierten Hoden hat gezeigt, daß keine einzige Samenzelle zur Entwicklung gekommen ist. Die Transplantation führte zu einer strengen, völlig reinen Isolierung der innersekretorischen Drüse. „Innerhalb der Samenkanälchen finden sich ausschließlich SERTOLIsche Zellen und außerhalb derselben sieht man die LEYDIGschen Zwischenzellen zu breiten kompakten Lagern zusammengedrägt." STEINACH stellte

ferner fest, daß jungen Rattenmännchen implantierte Ovarien ganz normal auswachsen und die Entstehung männlicher Geschlechtscharaktere nicht nur nicht fördern, sondern in auffallender Weise hemmen. Die indifferenten Anlagen der Männchen beginnen sich zu differenzieren und schließlich gestalten sich dieselben zu typischen weiblichen Organen aus. Es entwickeln sich Brustwarzen, Warzenhof und Brustdrüse. Auch das Wachstum wird durch die implantierten Ovarien gehemmt, so daß die Tiere die Dimensionen und Formen der Weibchen annehmen. Desgleichen gestalten sich Haarwuchs und Fettansatz in der weiblichen Richtung sowie auch der psychische Geschlechtscharakter umgestimmt wird.

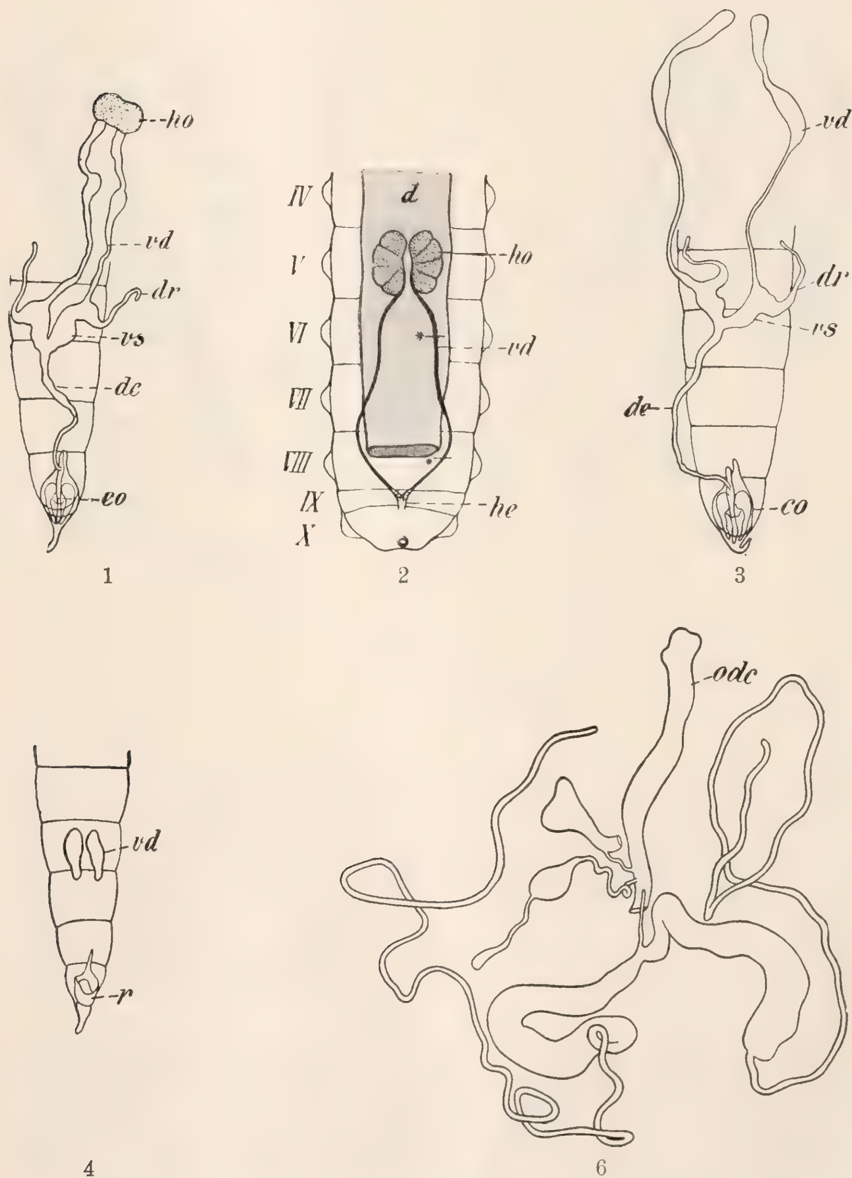
Wenn demnach bei Wirbeltieren die sekundären Geschlechtsmerkmale in einer so ausgeprägten Weise von den inneren Sekreten (Hormonen) der Geschlechtsdrüsen beeinflußt werden, indem sie sich geradezu wie Ursache und Wirkung zueinander verhalten, so scheint wohl der Gedanke außerordentlich naheliegend, daß es sich ähnlich auch bei den Wirbellosen und speziell bei den Insekten mit ihrem häufig so ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus verhalten würde. Wir hätten dann wenigstens einen bestimmten Hinweis auf eine physiologische Erklärung der sekundären Geschlechtsmerkmale und daher auch der Farbenverschiedenheiten zwischen Männchen und Weibchen gewonnen, dessen Wert um so höher einzuschätzen wäre, als man sich bisher nur mit ganz unbestimmten Ausdrücken, wie gesteigerte Lebensenergie u. a., zu behelfen versuchte.

Es gibt nun in der Tat eine Reihe von Tatsachen, die zugunsten einer solchen Bedeutung der Geschlechtsorgane auch bei Insekten zu sprechen scheinen. So haben Standfuss und namentlich Frings (98) ein solches Abhängigkeitsverhältnis der sekundären Geschlechtsmerkmale stark betont und zwar auf Grund der Beobachtung, daß Falter von *Cosmotriche potatoria*, deren Puppen einer niederen Temperatur ausgesetzt wurden, neben einer Reduktion der Genitaldrüse zugleich eine Aufhebung des geschlechtlichen Färbungsdimorphismus der Flügel aufwiesen. Ferner hat Meisenheimer (l. c.) gezeigt, daß unter dem Einfluß spärlicher Ernährung während der Raupenperiode gleichfalls sehr beträchtliche Reduktion der Geschlechtsdrüsen, sowie starke Modifikationen der Flügelfärbungen hervorgerufen werden können. Auf den ersten Blick scheinen auch gewisse in der Medianebene streng halbierte Zwitterbildungen bei verschiedenen Insekten sehr zugunsten der in Rede stehenden theoretischen Ansicht zu sprechen. Es sind solche Fälle namentlich auch von Schmetterlingen bekannt geworden, wo die eine Hälfte des Tieres männliche, die andere ebenso ausgeprägt weibliche Merkmale zeigte. So beschreibt Wencke (411 a) einen solchen „halbierten Zwitter" vom Kaisermantel (*Argynnis Paphia*); dieser war linksseitig typisches Weibchen, rechts Männchen. Ein Zwitter von *Epinephele jurtina* war nach Osthelder (vgl. 244) links männlich, rechts weiblich ausgeprägt, ein solcher von *Parnassius* besaß eine weibliche linke Flügelseite und eine rechte männliche; der Autor setzt noch hinzu, daß „die Zeichnung und Färbung auf beiden Seiten von der typischer Stücke kaum abweicht". Eine weitere sehr interessante Zwitterform ist die von Boegel (zit. 244) beschriebene Apaturide, „deren linke, leicht verkrüppelte Flügelseite ein typisches *Ilia*-♂ repräsentiert, während die rechte Seite mit einem normalen *Clytie*-♀ übereinstimmt. Die Unterseite korrespondiert auf

beiden Flügelhälften vollkommen mit der Oberseite, d. h. entspricht ganz den Rückseiten von *Ilia* einerseits und *Clytie* andererseits. Bei manchen solchen Zwittern fand sich auf der einen Seite ein Hoden mit ausgebildeten Samengängen, auf der anderen aber Ovarialschläuche mit Eiern. Es besteht demnach in solchen Fällen volle Uebereinstimmung in der Ausbildung und Verteilung von primären inneren Geschlechtsorganen und sekundären äußeren Geschlechtsmerkmalen. Diese halbierte Parallelausbildung der Geschlechtscharaktere, die ja vom Standpunkte der Hormon-Lehre dem Verständnis an sich große Schwierigkeiten bietet, erscheint nun aber bei Vergleichung der zahlreichen in der Literatur verzeichneten diesbezüglichen Angaben (vgl. Meisenheimer, l. c.) in der Mehrzahl der Fälle stark gestört. „Es kommen bei gleichzeitigem und zumeist auch gleichwertigem Auftreten der äußeren Geschlechtscharaktere beider Geschlechter an demselben Zwitterindividuum innerlich zunächst die Geschlechtsdrüsen des einen Geschlechtes in Wegfall, es schwinden ferner bei bleibender äußerer Zwitterbildung die sonstigen inneren Teile des Geschlechtsapparates des einen Geschlechtes bis auf Reste des Kopulationsapparates, es können endlich auch die letzteren noch fehlen, so daß dann bei gleichzeitigem Auftreten der Charaktere beider Geschlechter im äußeren Habitus innerlich nur noch die Genitalorgane des einen Geschlechtes vorhanden sind.“ (Meisenheimer.) Man sieht sich so zu dem Schlusse gedrängt, „daß die sekundären Charaktere eines Geschlechtes auftreten können, ohne daß die entsprechenden Geschlechtsdrüsen oder sonstigen homologen inneren Geschlechtsorgane vorhanden sind. Besonders klar läßt sich dies an dem Verhalten der genau halbierten, zur Hälfte männlichen, zur anderen Hälfte weiblichen Schmetterlingszwitter demonstrieren, die z. B. eine rein weibliche innere Organisation besitzten. Die Entwicklung der männlichen Charaktere muß hier völlig unabhängig von dem Einfluß einer Geschlechtsdrüse oder sonstiger innerer Geschlechtsorgane erfolgt sein, sowohl unabhängig von einem fördernden formativ reizenden Einfluß der homologen Keimdrüse, wie auch unabhängig von einem hemmenden Einfluß der Organe des entgegengesetzten Geschlechtes.“

Eine Bestätigung dieser durch Befunde an natürlichen Arthropodenzwittern gewonnenen Schlußfolgerungen haben nun auch ausgedehnte experimentelle Untersuchungen Meisenheimers (l. c.) geliefert. Nachdem schon früher Oudemans (279) und Kellogg (184) mit Erfolg Kastrationsversuche an Raupen von *Lymantria dispar* und *Bombyx mori* angestellt hatten, wurden solche sowie auch Transplantationsversuche in größerem Maßstab von Meisenheimer ausgeführt. Bei ganz jungen Raupen (von *Lymantria dispar*) wurden teils auf galvanokaustischem Wege, teils operativ mit der Schere die Hoden- resp. Ovarienanlagen, bisweilen auch noch das sogenannte Heroldsche Organ, welches die Anlagen der Samenblasen, der Nebendrüsen und des oberen Abschnittes des Ductus ejaculatorius sowie des Penis und der Genitalklappen umfaßt, exstirpiert. Bei der Ausführung der Transplantationen mußte an einer Raupe zunächst die Kastration vollzogen werden, dann wurden einer Raupe des entgegengesetzten Geschlechtes die Geschlechtsdrüsen entnommen und in das zuerst kastrierte Tier übertragen (Fig. 27). In voller Uebereinstimmung mit Oudemans und Kellogg (l. c.) ergab sich aus allen diesen Ver-

suchen eine völlige Wirkungslosigkeit der Kastration auf die sekundären Charaktere und insbesondere auch auf die Färbung. Dasselbe auffallende Resultat ergaben auch die Transplantationsversuche. „Von Weibchen mit vollausgebildeten transplantierten Hoden erhielt MEISENHEIMER nur ein Individuum, dasselbe wich äußerlich in keiner Weise von dem normalen weiblichen Typus ab. Sehr groß ist dagegen die Zahl der männlichen Falter, welche in ihrem Innern neben den männlichen Geschlechtsgängen



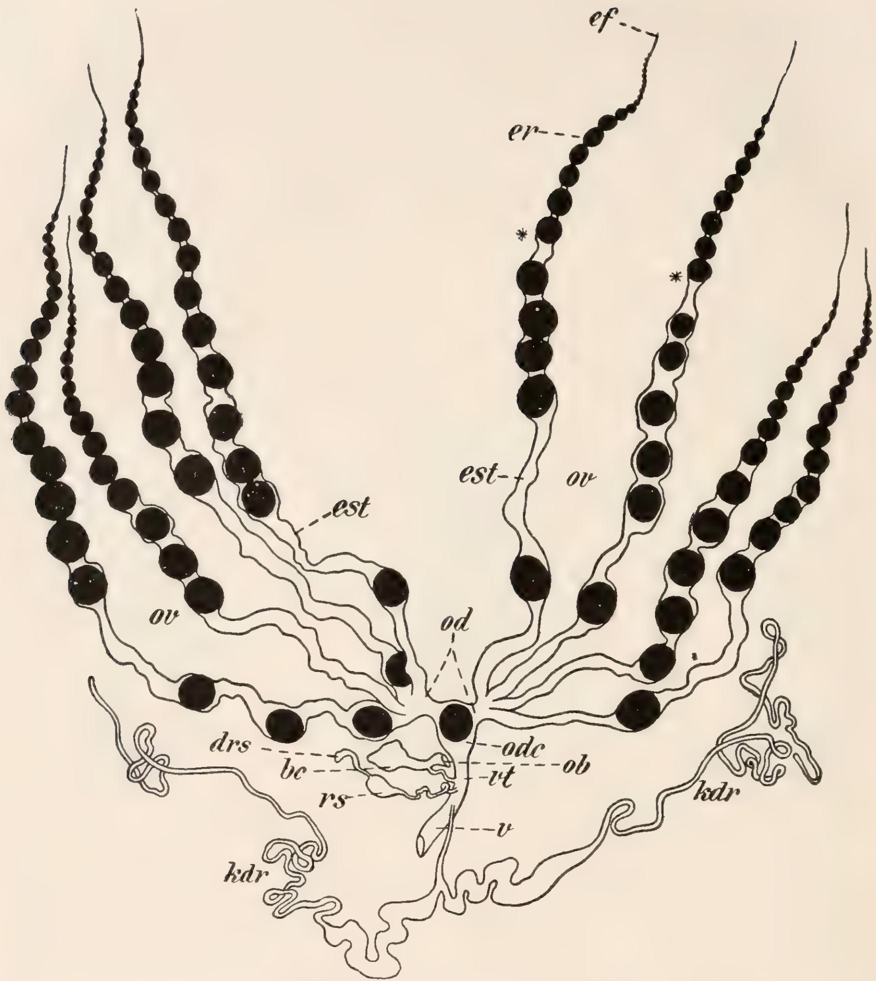


Fig. 27. 1 Geschlechtsapparat eines entwickelten Männchens von *Lymantria dispar*. *co* Kopulationsorgan, *de* Ductus ejaculatorius, *vs* Samenblasen, *dr* Nebendrüsen, *vd* Vas deferens, *ho* Hoden. 2 Dorsalansicht der Geschlechtsanlage einer männlichen Raupe von *Lym. dispar*. *d* Darm, *ho* Hoden, *vd* Vas deferens, *he* Heroldsches Organ. 3 Geschlechtsapparat eines auf dem 1. Raupenstadium kastrierten Männchens von *Lym. dispar*. Bezeichnung wie oben. 4 Geschlechtsapparat eines Männchens von *Lym. dispar*, dem zu Beginn des 6. Raupenstadiums Hoden und Heroldsches Organ exstirpiert wurden. 5 Normaler weiblicher Geschlechtsapparat von *Lym. dispar*. *bc* Bursa copulatrix, *drs* Drüsenschlauch der Receptac. seminis *rs*, *er* Eiröhre, *kdr* Kittdrüse, *ov* Ovarien, *v* Vagina. 6 Geschlechtsapparat eines kastrierten Weibchens von *Lym. dispar* (vgl. Fig. 5). (Nach Meisenheimer.)

normal entwickelte Ovarien zur Ausbildung brachten. Sie waren stets in allen Charakteren typische Männchen von überwiegend dunkler Grundfarbe.“ Endlich hat Meisenheimer auch bei gleichzeitiger Kastration oder Ovarialtransplantation die ursprünglichen Flügelanlagen einseitig operativ entfernt und das Verhalten der Regenerate geprüft. Es ergab sich in bezug auf die Färbung kein Unterschied von den Normalflügeln.

So gewinnt es denn den Anschein, daß in dem Wechselverhältnis von sekundären Geschlechtsmerkmalen und Geschlechtsdrüsen ein prinzipieller Gegensatz zwischen Insekten und Wirbeltieren besteht, ein Ergebnis, welches so unerwartet ist, wie es auf den ersten Blick unwahrscheinlich zu sein scheint, da man doch meinen sollte, daß es sich hier um ein allgemeines Prinzip handeln müßte. Wenn wir es bei den Wirbeltieren als über jeden Zweifel sichergestellt betrachten dürfen, daß männliche und weibliche Geschlechtsdrüsen in spezifisch verschiedener Weise den Körper (und die Psyche) des Tieres beeinflussen, so wäre es doch eine im höchsten Grade auffallende Tatsache, wenn bei wirbellosen Tieren Hoden und Ovarien in ihrer physiologischen Bedeutung für den Gesamtkörper als durchaus gleichwertig zu betrachten wären. Man hätte es, wie sich MEISENHEIMER selbst ausdrückt, mit zwei Gegensätzen zu tun, wie sie schärfer kaum gedacht werden können, überall und in allem das genaueste Gegenteil bei Wirbeltieren und Schmetterlingen.

Die Versuche MEISENHEIMERS sind, so überraschend ihr Ergebnis auch erscheint, mit so viel Umsicht und Sorgfalt angestellt, daß jede Kritik unangebracht erscheint, um so mehr, als die Untersuchungen von KOPEC (188—190), der fast zu gleicher Zeit nicht nur an *Lymantria dispar*, sondern auch an anderen Spinnern und Schmetterlingen anderer Gruppen Kastrations-, Transplantations- und Bluttransfusionsversuche, sowie Injektionen von Gonadenbrei vornahm, ebenfalls zu dem Resultat gelangte, daß alle solche Versuche auf die Entwicklung der dem betreffenden Geschlechte eigentümlichen sekundären Merkmale nicht den geringsten Einfluß zeigen. „Mithin können wir“, so schließt er, „die Herausdifferenzierung sekundärer Geschlechtscharaktere bei den Arthropoden als von der Entwicklung der Gonaden unabhängig betrachten.“ Auch REGEN (317) stellte durch Kastrationsversuche an Feldgrillen fest, daß die sekundären Geschlechtscharaktere unbeeinflußt von den Gonaden sich typisch entwickeln und ebenso auch die psychischen Fähigkeiten.

Wollte man hyperkritisch sein, so könnte man vielleicht noch den Einwand machen, daß zwar die Gonaden immer vollständig entfernt wurden, andererseits aber geringfügige Reste der Anhangsorgane erhalten blieben. Da die männlichen Geschlechtsdrüsen bei den Wirbeltieren anscheinend nicht in ihrer Totalität an der Produktion der wirksamen inneren Sekrete beteiligt sind, sondern nur gewisse Elemente des Zwischengewebes, so könnte man ja immerhin die Annahme machen, daß bei den Insekten nicht die Keimdrüsen als solche, sondern andere Teile des ziemlich komplizierten Geschlechtsapparates an jener Erzeugung von Hormonen beteiligt sind (Nebendrüsen, Samenblasen, Vas deferens). In der Mehrzahl der Fälle blieben diese bei den Kastrationen erhalten (Fig. 27). Allerdings verfügt MEISENHEIMER auch über Versuche, bei welchen das HEROLDsche Organ, welches die Anlagen derselben enthält, gleichfalls mitexstirpiert wurde. So operierte (männliche) Raupen lieferten Falter, welche von dem Geschlechtsapparat nichts weiter enthielten, als kurze Stücke der Vasa deferentia (Fig. 27 4), die eben der Operation nicht zugänglich waren. Diese Rudimente „stellten in der Regel bohnenförmige Körperchen dar, welche zuweilen mehrere Einschnürungen und Erweiterungen aufwiesen; sie lagen völlig frei im Fettgewebe“. Aehnlich verhält es sich auch bei der Kastration weiblicher Raupen. Ich bemerke ausdrücklich, daß ich einen solchen Einwand kaum für berechtigt halte und die Beweis-

kraft der vorliegenden Versuche durchaus anerkenne. Dagegen kann ich mich den daraus abgeleiteten theoretischen Schlußfolgerungen nicht ohne weiteres anschließen.

Meisenheimer glaubt, daß „die bei fehlenden Geschlechtsdrüsen (bei Wirbeltieren) auftretenden Ausfallserscheinungen, wie auch die bei erneuter Zufuhr entsprechender Geschlechtsdrüsensubstanz wieder einsetzende Regeneration der rückgebildeten Geschlechtsmerkmale nicht auf einem spezifischen Einfluß der Geschlechtsdrüsen beruhen, sondern auf einer mehr allgemeinen Einwirkung dieser letzteren auf den Gesamtstoffwechsel des Körpers, von dem dann allein die Differenzierungshöhe der sekundären Sexualcharaktere abhängig sei".

„Ich kann daher", sagt er weiter, „in den von den Geschlechtsdrüsen durch innere Sekretion abgegebenen Stoffen nicht etwa spezifische, entwicklungsauslösende oder formerhaltende Reizmittel für die spezifischen Organe des zugehörigen Geschlechts erkennen, sondern vielmehr nur Stoffe, die zu dem allgemeinen Haushalt des Körpers, zur normalen Entfaltung aller seiner Teile nötig sind."

In einer späteren Arbeit (246) hat Meisenheimer seine Auffassung wesentlich eingeschränkt und gibt nun selbst ihre Unzulänglichkeit zu. „Ich bin heute", sagt er, „selbst überzeugt, daß jene (indirekten, durch den Stoffwechsel vermittelten) Wirkungen keineswegs ausreichen, um die Gegensätze völlig auszugleichen. Es kommt noch etwas anderes dazu, und dies liegt in der Natur der jeweiligen sekundären Geschlechtsmerkmale selbst begründet, in ihrer phyletischen Entwicklungsstufe". Für die erste Entstehung sekundärer Geschlechtsmerkmale nimmt demnach Meisenheimer jetzt direkte Beziehungen zu den Geschlechtsdrüsen an, „da eine dem Wesen des Geschlechtscharakters entsprechende sinngemäße Funktion ja eben nur an dem Träger einer bestimmten Geschlechtsdrüse möglich war." . . . . „Es muß in einem solchen Zustande phyletischer Anfänge durchaus ein formativer Reiz von den Geschlechtsdrüsen ausgehen." . . . . „Je jünger (phylogenetisch gedacht) an einem Organismus ein Geschlechtsmerkmal ist, um so abhängiger wird es von der unmittelbaren Gegenwart seiner Geschlechtsdrüse sein. Die erbliche Bindung zwischen beiden wird dafür noch lose sein. Aber je älter ein solches Organ wird, je zahlreichere Generationen der Vererbung an seiner Fixierung wirkten, um so fester wird diese erbliche Bindung werden, umso mehr werden die sekundären Geschlechtsmerkmale mit in die sich bereits im Ei vollziehende Geschlechtsbestimmung einbezogen werden, umso unabänderlicher müssen sie diesen einmal festgelegten Entwicklungsgang einschlagen, auch wenn ihnen dann einmal die ursprünglich reizauslösende Geschlechtsdrüse fehlt." . . . . „Wie die Säugetiere für den Anfang, so würden uns dann die Schmetterlinge für das Ende derartiger Entwicklungsvorgänge zum Beispiel dienen können. Bei ihnen ist die zur Zeit der Geschlechtsbestimmung erfolgende Bindung von Gonade und zugehörigen Sekundärcharakteren zu einem fast unerschütterlichen, fest fixierten Verhältnis geworden, das keinerlei Eingriff in den Bestand der Gonaden aus dem einmal bestimmten Entwicklungsgang herauszudrängen vermag."

Neue Gesichtspunkte für die Beurteilung der ganzen Frage wurden durch eine jüngst erschienene ausgezeichnete Abhandlung von Geyer (125) geliefert. Er stellte zunächst an Schmetterlingsraupen fest,

daß in bezug auf die Farbe Geschlechtsunterschiede der Hämolymphe ganz regelmäßig vorhanden sind. So besitzen die Männchenraupen vom Seidenspinner (*Bombyx mori*) eine farblose bis schwach gelbliche Hämolymphe, während die der Weibchen einen leuchtend goldgelben Ton darbietet. Ebenso verhält es sich mit den Puppen. Die Raupen von *Xanthia flavago* zeigen im männlichen Geschlecht ebenfalls eine wasserhelle oder schwachgelbliche Hämolymphe, im weiblichen aber intensiv gelbgrüne Färbung. Bei männlichen Puppen von *Deilephila emphorbiae* war das „Blut" farblos, bei weiblichen leuchtend grün usw. Auch bei anderen phytophagen Insekten ließen sich entsprechende Farbenunterschiede an der Hämolymphe beider Geschlechter (im Larvenstadium) nachweisen. Als Untersuchungsmaterial kamen hier vor allem die sogenannten Afterraupen der Blattwespen, einige Larvenformen pflanzenfressender Käfer und Orthopteren in Betracht. Die Untersuchung ergab folgendes Resultat: „Schneidet man den Larven einer Chrysomelide (*Phytodecta quinquepunctata*) die Thorakalbeine ab, so tritt eine geringe Menge Blut aus, und zwar bei einigen hellgrün, bei anderen vollkommen wasserhell." Es ergab sich dann, daß die Imagines der letzteren Männchen, die anderen aber Weibchen waren. Entsprechende Farbenverschiedenheiten zeigte auch die Hämolymphe von verschiedenen Blattwespenlarven. Dagegen fehlten solche vollkommen bei den nicht pflanzenfressenden Insekten, was ja verständlich erscheint, wenn man berücksichtigt, daß, wie früher ausführlich besprochen wurde, die grüne Blutfarbe durch modifiziertes Chlorophyll, die gelbe aber durch Xanthophylle bedingt wird. Eine bemerkenswerte Ausnahme bilden die durchaus räuberisch lebenden Libellenlarven. Prüft man bei ihnen — das Geschlecht ist hier ohne weiteres zu bestimmen — die Farbe der Hämolymphe, so findet man bei den Larven von *Aeschna grandis* ♂ dieselbe fast farblos bis schwach gelblich, bei den ♀ Larven dagegen schön grün. Die Tatsache ist schwer zu erklären. „Der grüne Farbstoff der Weibchen könnte dem in der Haut räuberisch lebender Heuschrecken abgelagerten grünen Pigment (Mantiden, vgl. oben p. 1688) ähnlich sein, was eine chemische und spektroskopische Untersuchung beweisen müßte. In diesem Falle würde also nur das Weibchen die Fähigkeit besitzen, einen solchen Farbstoff zu bilden. Wozu er aber dienen sollte, leuchtet nicht recht ein. Eine zweite Annahme, die mehr Anspruch auf Wahrscheinlichkeit hat, ist die: Bekanntlich leben die Libellenlarven von anderen Insektenlarven, die kleiner sind als sie. Es sind darunter zum Teil Pflanzenfresser, wie Trichopterenlarven und im Wasser lebende Schmetterlingsraupen (Pyraliden). Es besteht nun die Möglichkeit, daß die Hämolymphe dieser Tiere unverändert in das Blut der Weibchen gelangt, bei den Männchen aber wiederum bis auf die Xanthophylle abgebaut wird, die sich dann allein im Blute befinden" (Geyer).

Machen wir uns nun klar, welche Folgerungen aus der merkwürdigen Tatsache, daß sich in der weiblichen Hämolymphe phytophager Insekten ein schwach verändertes Chlorophyll (Metachlorophyll Poultons) vorfindet, während das männliche Blut lediglich die gelben Begleiter des Chlorophylls oder überhaupt keine Pigmente enthält; offenbar sind nur zwei Annahmen möglich: „Entweder lassen die Darmzellen der weiblichen Larven nach der Lösung des Chloro-

phylls das veränderte Metachlorophyll ohne weiteres durch, die Darmzellen der Männchen aber nicht, sondern nur die Xanthophylle, mit anderen Worten, es handelt sich um verschieden spezialisierte Darmzellen bei ♂ und ♀, oder es gelangt bei beiden Geschlechtern das Metachlorophyll in das Blut und wird nur beim Männchen durch einen spezifischen chlorophyllabbauenden Stoff in der Hämolymphe stark abgebaut“.

Um festzustellen, ob die letzterwähnte Annahme zutrifft, vermischte Geyer die Hämolymphe beider Geschlechter miteinander, wobei sich herausstellte, daß eine Ent- oder Verfärbung der Weibchenhämolymphe durch die der Männchen nicht stattfindet. „Der Farbenunterschied in der Hämolymphe männlicher und weiblicher Larven (Puppen) ist demnach durchaus primärer Natur, und seine Ursachen liegen in der total verschiedenen Organisation der Darmzellen bzw. des ganzen Darmtraktus bei Männchen und Weibchen, insofern als die Darmzellen der Weibchen das Chlorophyll der Pflanzennahrung in wenig modifizierter Form passieren lassen, die Darmzellen der Männchen dagegen nur den Xanthophyllen den Durchgang zur Hämolymphe gestatten.“ Diese Differenzen sind aber keineswegs nur an diese verschiedene Färbung des Blutes gebunden, sondern sie lassen sich auch in bezug auf chemische Verschiedenheiten der Bluteiweißkörper feststellen.

Wird nämlich männliche und weibliche Hämolymphe vermischt, so macht sich eine merkwürdige Ausfällung in Form schlierenartiger langer Bänder bemerkbar, die in dem Momente auftritt, wo zu der grünen (weiblichen) Hämolymphe das hellgelbe Blut der Männchen zugetropft wurde. Es handelt sich dabei zweifellos um eine Fällung von Eiweißkörpern, die Leukocyten mit sich reißen und einschließen. Zwischen gleichartigen Geschlechtern findet die Reaktion nicht statt. Auch Artunterschiede werden mit Hilfe dieser einfachen Methode sofort bemerkbar und dann unabhängig von sexuellen Differenzen. Es kann hiernach nicht zweifelhaft sein, daß ein sexueller (wie auch artlicher) Unterschied von Eiweißkörpern der Hämolymphe existiert und zwar nicht nur bei phytophagen Insekten, bei welchen die Verschiedenheit schon durch die verschiedene Farbe angedeutet ist, sondern auch in solchen Fällen, wo die Hämolymphe in beiden Geschlechtern gleichfarbig erscheint. So wird es auch verständlich, daß Raupen nach Injektion andersgeschlechtlichen Blutes in einen stundenlangen Starrkrampf verfallen. Geyer hat auch zahlreiche Versuche gemacht, auf serobiologischem Wege (Präzipitinreaktion) diese Verschiedenheiten nachzuweisen, indem er Kaninchen mit Hämolymphe weiblicher oder männlicher Raupen (Puppen) impfte, doch ergaben sich dabei vorläufig keine überzeugenden Resultate. Doch hält er es für sicher, daß es bei Anwendung feinerer Methoden (Komplementbindungsmethode und Anaphylaxieversuche) auch hier gelingen wird, Unterschiede in den Eiweißkörpern der Geschlechtszellen zu finden.

Das wichtigste Ergebnis dieser Untersuchungen ist nun das, „daß bei Insekten auch Körperteile, welche man bislang für sexuell völlig indifferent hielt, geschlechtlich dif-

ferenziert sind". Man steht mit anderen Worten vor der Tatsache, „daß bei den Insekten das gesamte Soma eine sexuelle Differenzierung aufweist, die von primären Unterschieden im Stoffwechsel abhängig ist". Durch die Untersuchungen von Bachmetjew (l. c.) ist übrigens schon seit länger bekannt, daß der Unterkältungsgrad der Säfte bei weiblichen und männlichen Exemplaren einer und derselben Art verschieden ist, und das gleiche gilt vom normalen Erstarrungspunkt. Beide liegen beim Männchen tiefer als beim Weibchen, woraus Bachmetjew mit Recht nicht nur auf eine Verschiedenartigkeit der Insektensäfte im allgemeinen, sondern auch auf Unterschiede im Stoffwechsel des einzelnen Geschlechtes geschlossen hat.

Ist dem aber so, so findet auch der scheinbar prinzipielle Unterschied zwischen Vertebraten und Insekten in bezug auf die Abhängigkeit der sekundären Geschlechtsmerkmale von den Gonaden eine ganz befriedigende Erklärung. „Der Einfluß der von den Geschlechtsdrüsen abgegebenen Hormone muß ja in seiner Wirksamkeit davon abhängig sein, inwieweit die einzelnen Organe noch nach männlicher oder weiblicher Richtung hin bestimmbar sind. Man kann nun wohl annehmen, daß diese allgemeine Differenzierung in den verschiedenen Gruppen des Tierreiches einen verschieden hohen Grad erreicht hat. Dieser Grad dürfte etwa parallel gehen zur Neigung zum normalen Hermaphroditismus bzw. zur strengen Durchführung der Bisexualität. Wo also, wie bei der Mehrzahl der Mollusken und der Würmer normalerweise Zwittrigkeit besteht, ist die allgemeine sexuelle Körperdifferenzierung, wenn überhaupt, so nur sehr schwach vorhanden. Insekten und Formen anderer Tiergruppen, bei denen normaler Hermaphroditismus zu den seltenen Ausnahmen gehört, können dagegen einen äußerst hohen Grad sexueller Körperdifferenzierung besitzen. Wenn also in der Welt der Insekten die somatischen Sexualcharaktere von den Keimdrüsen unabhängig sind und das ganze Soma „sex-limited" ist, dann lassen sich wohl ohne weiteres die negativen Resultate der Kastration und Transplantation verstehen. Ja selbst die so merkwürdigen abnormen Zwitterbildungen bei Insekten erscheinen begreiflich, „wenn man annimmt, daß es sich um primär sexuell differenzierte Körperteile handelt, welche durch abnorme Vererbungsvorgänge unregelmäßig gemischt sind" (Geyer).

In diesem Zusammenhang ist es auch von Interesse, daran zu erinnern, daß bei manchen Schmetterlingen (gewissen Pieriden-Arten) die männlichen Individuen in anderer Weise von Temperaturreizen beeinflußt werden als die weiblichen. Die Stammform von *Pieris napi* (var. *bryoniae*) bietet nach Weismann ein Beispiel. Bei allen Pieriden finden sich sekundäre Geschlechtsunterschiede, die Männchen sind anders gezeichnet als die Weibchen, die Arten sind also sexuell dimorph. Nun unterscheiden sich die Männchen der alpin-polaren var. *bryoniae* fast gar nicht von den Männchen unserer deutschen Winterform (*P. napi* var. *vernalis*), während die Weibchen sehr bedeutend differieren. Es hat also der allmähliche Klimawechsel, der die Stammform *bryoniae* in *napi* verwandelte, eine weit stärkere Wirkung auf das weibliche als auf das männliche Geschlecht ausgeübt. „Die äußere Einwirkung war genau dieselbe, aber die Reaktion des Organismus war eine verschiedene, und die Ursache der Verschiedenheit kann nirgends anders ge-

sucht werden, als in den feinen Mischungsunterschieden, welche die weibliche von der männlichen physischen Konstitution unterscheiden. Wenn wir auch außerstande sind, solche Unterschiede näher zu präzisieren, so dürfen wir sie doch aus solchen Beobachtungen mit voller Sicherheit erschließen." (Weismann.) Die neueren Untersuchungen Bachmetjews und Geyers haben diese Voraussetzung Weismanns in glänzender Weise bestätigt.

II. Die Strukturfarben (optischen Farben) der Insekten.

Es war im vorhergehenden schon wiederholt von Farben die Rede, die nicht durch Pigmente, sondern durch besondere Struktureigentümlichkeiten der betreffenden farbig erscheinenden Gebilde erzeugt werden, und in der Tat spielen diese subjektiven (optischen) Farben bei dem Zustandekommen der wunderbaren Farbenpracht der Insekten eine viel wichtigere Rolle als die Pigmente. Gerade die brillantesten Tierfarben (speziell der Insekten und Vögel) beruhen häufig nicht oder doch nicht allein auf der Gegenwart eigentümlicher Pigmente, sondern auf besonderen Strukturverhältnissen (Faserung, Streifung, eingeschlossener Luft, Plättchen etc.), weshalb sie auch durch rein mechanische Eingriffe (Quetschen, Hämmern etc.) verändert oder aufgehoben werden, chemischen Agentien gegenüber, soweit die Struktur dadurch keine Aenderung erfährt, dagegen widerstehen. Nächst dem Gefieder der Vögel treten die Strukturfarben nirgends in der Tierreihe in einer solchen Manigfaltigkeit und so überraschend in ihrem Effekt auf, wie an der Körperbedeckung und namentlich den Flügeldecken der Käfer, bei Hymenopteren und vor allem an den Schuppen der Schmetterlinge. Vielfach zeigen die Strukturfarben die Eigentümlichkeit, daß sie je nach der Richtung der auffallenden Lichtstrahlen, bzw. der Lage des Auges verschieden erscheinen (Schillerfarben) und ebenso auch im auffallenden und durchfallenden Licht. Die besondere Art der Struktur, welche einer bestimmten Farbenerscheinung zugrunde liegt, ist in den einzelnen Fällen sehr verschieden und keineswegs noch völlig aufgeklärt.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den dünnen, durchsichtigen, an sich farblosen oder bräunlichen „irisierenden" Flügeln zahlreicher Dipteren, Hymenopteren und Neuropteren. In solchen Fällen kann man mit absoluter Bestimmtheit behaupten, daß die oft den schönsten Käferfarben an Glanz und Sättigung kaum nachstehenden Schillerfarben ausschließlich als Farben dünner Blättchen aufzufassen sind. Ich füge als Beispiel die Beschreibung der Flügelfarben bei einer durch Fruhstorfer in Berlin bezogenen prächtig metallglänzenden *Vestalis*-Art (spec.?) aus Tonkin bei. Die Vorderflügel zeigen, wie bei vielen verwandten Libellen-Arten, in der Mitte ein breites bräunliches Querband, während die Wurzel und Spitze der Flügel nur kaum merklich gelblich erscheinen. Die Hinterflügel sind dagegen in ihrer ganzen Ausdehnung mit Ausnahme der äußersten Spitze braun, aber durchsichtig wie angerauchtes Glas. Die dünnen Chitinhäutchen nun, welche die fast rechteckigen Gittermaschen der Flügel ausfüllen, zeigen ganz unabhängig vom Vorhandensein oder Fehlen des braunen diffusen Pigmentes bei richtigem Lichteinfall lebhafte und glänzende Farben, und zwar sowohl im trockenen Zustande wie unter Alkokol. Man wird unmittbar an dünne

Flüssigkeitshäutchen oder Glas- (resp. Glimmer-)Blättchen erinnert. Mit den ersteren stimmen sie auch insofern überein, als die Farben oft wolkig (in Schlieren) verteilt sind. Hier wie dort gilt die Regel, daß der Effekt ganz wesentlich vom Untergrunde abhängt und nur dann in voller Schönheit hervortritt, wenn dieser dunkel ist. Ebenso wesentlich ist der Einfallswinkel des Lichtes. An den Libellenflügeln springen die Längsrippen in der Regel vor, so daß die an sie beiderseits angrenzenden Netzmaschen wie von einem First schräg abfallen. Daher kommt es, daß je nach dem Lichteinfall nur die einen oder anderen farbig aufleuchten. Betrachtet man mit der Lupe die fast farblose Spitze eines Oberflügels auf dunklem Grunde, indem man den Flügel mit seiner Längsachse parallel dem Fenster hält, so erscheinen die dem Vorderrande zunächst liegenden, nach der Lichtquelle hin dachförmig abfallenden Gittermaschen rötlichgelb, die folgenden grün und blau. Unter dem Mikroskop erscheinen im durchfallenden Lichte die betreffenden Häutchen völlig strukturlos, glasartig durchsichtig. Unter gleichen Umständen sehen die Feldchen der braunen Hinterflügel wolkig ockergelb aus. Im auffallenden Lichte erkennt man bei nicht zu starker Vergrößerung (Zeiß A), daß die zarten Chitinhäutchen, welche die Gittermaschen ausfüllen, nicht ganz eben sind, sondern vielfach gefaltet, wie zerknittert aussehen. Dementsprechend sind die Interferenzfarben der der Lichtquelle zugewendeten Feldchen recht wechselnd, indem die Faltenrücken und die Faltentäler in verschiedenen Farben leuchten. Außerdem machen sich aber, wie schon bemerkt, auch verschiedenfarbige (gelb, grün, rot und blau) Schlieren geltend, die offenbar auf der stellenweise verschiedenen Dicke der Lamellen beruhen. Taucht man einen Hinterflügel, der, trocken mit bloßem Auge betrachtet, auf beiden Seiten grünlich-bronzefarbig schillert, in Alkohol, so erscheinen an der gänzlich eingetauchten Unterseite die dem Lichte zugewendeten Netzmaschen dunkel-bronzerot; neigt man aber den Flügel stärker gegen das Licht, so geht die Farbe durch Grün in Blau über, genau wie bei den meisten schillernden Käfern. Auch die Oberseite zeigt unter gleichen Umständen einen etwas dunkleren rötlichen Bronzeglanz, der nur in der Mitte durch eine prachtvoll violett gefärbte breite Querbinde ersetzt wird. Dieses Violett tritt am trockenen Flügel viel weniger deutlich hervor und macht sich hier nur als violetter Schimmer bemerkbar.

Die Schillerfarben der Libellenflügel zeigen so recht deutlich, daß das diffuse gelbe bis braune Pigment für das Zustandekommen der Farbenerscheinungen an sich ganz bedeutungslos ist, daß es aber wohl das Sichtbarwerden derselben ganz wesentlich begünstigt, indem es als dunkler Grund fungiert, zum Teil wohl auch den Farbenton modifiziert.

Noch viel schöner und instruktiver gestalten sich derartige Farbenerscheinungen an den überaus zarten Flügeln unserer fast überall verbreiteten grünen Florfliege (*Hemerobidea Perla*). Sie liefern dasjenige Objekt, welches vielleicht wie kein anderes geeignet erscheint, die Frage nach der physikalischen Natur der metallischen Oberflächenfarben bei Insekten zu lösen. Im durchfallenden Lichte gegen einen weißen Hintergrund gesehen, erscheinen die gegitterten trockenen Flügel völlig farblos und durchsichtig. Betrachtet man sie jedoch bei gewisser Neigung gegen das einfallende Licht auf einem möglichst dunklen Grunde, so erglänzen sie in den lebhaftesten Farben, unter

denen Rot, Grün und Violett vorzugsweise vertreten sind. Bei Lupenvergrößerung überzeugt man sich, daß bestimmte Gitterfelder, wenn sie unter den erwähnten Umständen farbig aufleuchten, auch immer in derselben Farbe erscheinen, die in diesem Falle mit wechselndem Einfallswinkel sich nur wenig ändert. Immer aber erfolgt, wenn überhaupt eine Aenderung eintritt, dieselbe im gleichen Sinne, wie in allen solchen Fällen. So sah ich beispielsweise gelbgrün leuchtende Netzmaschen bei zunehmender Neigung der Flügelebene grün, blaugrün und schließlich blau werden. Es kommt vor, daß auf einem und demselben Feldchen 2 verschiedene Farben vertreten sind, beispielsweise kann ein zentraler Bezirk grün, der Rand dagegen, ohne scharf abzusetzen, blau erscheinen. Immer aber sind die Farben außerordentlich gesättigt und glänzend. Wie bei den Libellen springen die Längsrippen etwas vor, so daß die beiderseitigen Netzmaschen nach entgegengesetzten Seiten dachartig abfallen. Daher kommt es, daß ihre Farben bei ganz verschiedenen Neigungswinkeln hervortreten. Die Feldchen einer bestimmten Längsreihe sind fast immer gleich gefärbt, doch kommen von dieser Regel bisweilen bemerkenswerte und zugleich sehr instruktive Ausnahmen vor. So fand ich einmal in einer Reihe goldgrün glänzender Netzmaschen eine, welche etwas über die Hälfte lebhaft gelbrot erschien. Zugleich war die betreffende Stelle wesentlich stärker glänzend. Beide Farben waren scharf voneinander abgesetzt. Brachte ich den Flügel in eine solche Lage, daß die Farben gänzlich verschwanden, so blieb auf dem dunklen Grunde auch jetzt noch der rote Bezirk als weißlich gefärbter Fleck sichtbar. Später habe ich Aehnliches auch noch in anderen Fällen an getrockneten Flügeln von *Chrysopa* beobachtet. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß es sich hier um nichts anderes handelt als um ein partielles Eindringen von Luft zwischen die beiden äußerst zarten Chitinlamellen, aus welchen jeder Flügel besteht. Eine solche Luftschicht erzeugt einerseits durch totale Reflexion den stärkeren Glanz und bewirkt andererseits auch eine Aenderung des Farbentones im Sinne einer Verdünnung des Plättchens. Wenn in den oben erwähnten Fällen über die physikalische Ursache der Farbenerscheinungen wohl kaum ein Zweifel bestehen kann, so liegen die Dinge wesentlich anders in bezug auf die oft so prachtvollen metallischen Farben schuppenloser Käfer, sowie der Körperdecken mancher Hymenopteren und Dipteren. Wenn hier das gleiche Erklärungsprinzip gelten sollte, so könnte es sich naturgemäß nur um einen äußerst dünnen durchsichtigen Ueberzug der oft sehr dicken und widerstandsfähigen Flügel- resp. Körperdecken handeln, deren meist sehr dunkle Eigenfarbe (Pigmentfarbe) den optischen Effekt noch wesentlich steigert. Inwieweit eine solche Annahme Berechtigung hat, sollen die folgenden Beispiele zeigen.

A. Die Schillerfarben schuppenloser Insekten.

Von älteren Arbeiten in dieser Richtung ist wenig zu berichten. Die goldgrüne Farbe von *Carabus auratus* will Krukenberg (l. c.) auf „Interferenzerscheinungen" beziehen, wie und wodurch solche aber hier zustande kommen sollen, scheint er gar nicht weiter bedacht zu haben. Er schließt es nur daraus, daß die Farbe des genannten Käfers

nicht lichtempfindlich ist und daß es nicht gelingt, aus den Flügeldecken durch Aether, Benzol, Schwefelkohlenstoff, Chloroform oder Alkohol einen grünen Farbstoff zu extrahieren. Auch das schöne metallische Grün der Canthariden beruht nach Krukenberg nicht, wie mehrfach angenommen wurde (vgl. oben p. 1683), auf dem Vorhandensein von Chlorophyll, sondern es handelt sich auch hier um eine „Strukturfarbe". Poulton (l. c.) zitiert eine Beobachtung von Nickerl, wonach in der Gefangenschaft überwinterte Exemplare von *Carabus auronitens* im Frühling ihres Goldglanzes verlustig waren, der erst wiederkehrte, als die Tiere Wasser aufgenommen hatten. Dieselbe glänzend grüne Käferart kommt, wie schon früher bemerkt wurde, in höheren Gebirgen schwarz oder braun vor. Ebenso ist der bronzefarbige *Carabus alpinus* zuweilen braun. Von dem in Siebenbürgen oft prächtig grünen *C. glacialis* gibt es ebendort Individuen mit braunen Flügeldecken. Nach den Angaben von Bergé (19—21), dem wir beachtenswerte Untersuchungen über die Metallfarben der Käfer verdanken, scheint die Variabilität der Färbung gerade bei *Carabus auronitens* außerordentlich groß zu sein. Die Farbe der Flügeldecken kann zwischen Kupferrot, Grün, Blau und Violett bis zu mattem Braun und Schwarz wechseln; dabei kann das Halsschild entweder gleich oder verschieden gefärbt sein. Krukenberg ist der Meinung, daß derartige Verschiedenheiten wohl auf „Texturänderungen an der Oberfläche der chitinösen Hülle beruhen, über welche histologische Untersuchungen wohl einen Aufschluß liefern könnten".

Bergé hat zuerst darauf hingewiesen, daß es durch Behandlung metallisch glänzender schuppenloser Flügeldecken von Käfern mit kochender Salpetersäure verschiedener Konzentration gelingt, ein meist nur schwach bräunlich gefärbtes oberstes Chitinhäutchen zu isolieren, welches nun auf dunklem Grunde die ursprüngliche Metallfarbe zeigt. Er folgert daraus, daß derartige Schillerfarben nur durch Reflexion entstehen und daher wesentlich von der Beschaffenheit des Grundes abhängen. Ist dieser farblos oder nur wenig gefärbt, so treten an Stelle der Metallfarben „fluoreszierende" Töne („des tons fluorescents"). So erscheint die durch Säurebehandlung isolierte Chitinhaut von *Anoplagnathus analis* auf hellem Grunde „irisierend", auf schwarzem dagegen schön metallisch grün, und ähnlich verhält es sich auch bei *Mimela chinensis*. Die isolierte „Cuticula" der Flügel erscheint hier auf dunklem Grunde prachtvoll grün, während sie auf einer weißen Unterlage gelb aussieht.

In bezug auf die Frage, ob diese metallischen Farben durch eine besondere Struktur, etwa eine feine Streifung der Chitinhülle bedingt werden, gelangt Bergé zu dem Ergebnis, daß dies nicht der Fall ist. Es finden sich zwar auf der Oberfläche der untersuchten Chitinskelette Linien, dieselben liegen aber bei weitem nicht nahe genug beieinander, um Interferenzfarben zu erzeugen. Es gelang auch niemals, durch Abdrücken metallglänzender, schillernder Käferflügel in eine weiche, dann erhärtende Masse (Paraffin, Siegellack) in ähnlicher Weise den farbigen Metallglanz zu reproduzieren, wie es bekanntlich bei der Perlmutter der Fall ist (Brewster). Endlich weist Bergé noch auf die Tatsache hin, daß die durch HNO_3 isolierten Chitinhäutchen auf beiden Seiten dieselbe Metallfarbe zeigen. Aber auch auf die Farben dünner Plättchen lassen sich die Erscheinungen nach dem genannten Forscher nicht wohl zurückführen, indem

die Farbe angeblich unabhängig ist von der Dicke der Schicht sowie vom Einfallswinkel des Lichtes. Es scheint nach den Untersuchungen Bergés überhaupt, daß der farbige Metallglanz bei gewissen Käfern weder an eine besondere Struktur (Skulptur) der Oberfläche, noch auch an eine solche (etwa Schichtung) der ganzen Masse gebunden ist, indem sonst durch alle Mittel, welche geeignet sind, die Struktur des Chitinskelettes zu erhalten, Pigmente dagegen zu zerstören, auch der farbige Schiller erhalten bleiben müßte. Dies wäre nun aber nach Bergé gerade nicht der Fall, und er stellt daher in seiner letzten Mitteilung über den Gegenstand ausdrücklich den Satz auf, daß „toute matière détruisant les pigments enlève à la cuticule la propriété d'emettre des tons métalliques par réflexion". Von allen Bleichungsmitteln schien ihm hier allein das Ozon der Luft geeignet. Er brachte Käferflügel für 5 Monate an die Luft und setzte sie dem abwechselnden Einfluß von Sonne und Regen aus. Obschon die Entfärbung eine vollkommene war, soll sich die Struktur des Chitins doch absolut erhalten haben. Der farbige Metallglanz aber war verschwunden. Hieraus schließt Bergé, daß es sich bei den Metallfarben der Käfer nicht um reine Strukturfarben handelt, sondern daß „une substance cuticulaire" existiert, „qui joue un grand rôle dans la formation des couleurs métalliques s'il n'est pas l'agent unique". Er nähert sich durch diese Annahme sehr einer Auffassung, die später Walter (l. c.) geäußert hat.

Alle Bemühungen, um diese fragliche „Substanz" zu isolieren, blieben erfolglos. Bergé versuchte durch HNO_3 isolierte schillernde Chitinhäutchen von Käfern mit verschiedenen chemischen Reagenzien zu extrahieren (Petroläther, Aether, Alkohol, Wasser, Kalilauge, HCl usw.) ohne jedes Resultat. Ebensowenig gelang dies bei Anwendung von CS_2, Chloroform, Benzin, Anilin, Karbolsäure und Pepsinlösung. Es ergaben sich nur in einzelnen Fällen gewisse Aenderungen des Farbentones. Alkalien und Säuren verändern denselben im allgemeinen von Grün zu Braun, Gelb zu Rot. Durch Wärme wird Goldgelb in metallisches Grün oder Blau verwandelt, das durch Alkalien oder Säuren erzeugte Braun aber wieder in das ursprüngliche Grün oder Blau zurückverwandelt. Ebenso wirkt eine Lösung von $CaCl_2$. Ungeachtet dieser Mißerfolge hält Bergé die Existenz eines die Metallfarben der Insekten verursachenden besonderen Farbstoffes („pigment métallique") für erwiesen; er weist darauf hin, daß die durch HNO_3 isolierten Chitinhäutchen stets mehr oder weniger gefärbt erscheinen und zwar um so deutlicher, je dunkler der ursprüngliche Metallglanz war, die Cuticula erscheint dann oft wie berußt („enfumée"). Daß mit dem Verschwinden dieser an sich schwachen Färbung auch der Metallglanz verschwindet, spricht nach Bergé sehr zugunsten der Annahme eines Kausalverhältnisses zwischen beiden.

Von der Regel, daß überall, wo wir Metallglanz der Insekten begegnen, dies durch besondere Eigenschaften der Chitinsubstanz bedingt ist, würden nach Verhoeff (393a) unter den Käfern nur die *Cassida*-Arten eine Ausnahme machen, indem hier der Metallglanz durch eine Flüssigkeit im Innnern der Flügeldecken erzeugt werden soll. Darauf soll auch die bekannte Erscheinung beruhen, daß hier die Metallstreifen auf den Flügeldecken nach dem Tode an getrockneten Stücken sehr bald verlöschen. Verhoeff sah Flügeldecken von

Cassida vittata, welche frisch in Glyzerin gelegt worden waren, noch nach Monaten ebenso schön grün, metallglänzend, wie am lebenden Tier. Das Metallgrün im auffallenden Licht wird im durchfallenden zu einem blassen Rosa.

Unter dem Mikroskop sieht man durchaus keine scharfe Grenze des rosigen Feldes. In den Flügeldecken liegen nach VERHOEFF zahlreiche Zellen verstreut (?? B.), welche oft große Zwischenräume freilassen, in welchen sich Leibesflüssigkeit befindet. Von letzterer strahlt die rosige Farbe ebensowohl aus, wie von den Zellen. Eine Erklärung des grünen Metallglanzes hat VERHOEFF gar nicht versucht. BERGÉ hält die metallischen Farben auch bei *Cassida* für Chitinfarben. Daß sie im Gegensatz zu anderen Käfern hier nach dem Tode bald verblassen, will er darauf beziehen, daß der für das gehörige Hervortreten der Reflexionsfarbe nötige dunkle Untergrund bei *Cassida* durch ein Pigment der Hypodermis erzeugt wird, welches nach dem Absterben wie alle Hypodermalfarben bald gestört wird.

Von besonderem Interesse sind Fälle, wo die metallisch glänzenden Farben sich bei der Imago nicht unmittelbar nach dem Ausschlüpfen aus der Puppe voll entwickelt zeigen, sondern erst ganz allmählich bei der Erhärtung der Chitindecken hervortreten. Einen solchen Fall bieten z. B. die metallisch grün oder blau glänzenden Fliegen (*Lucilia Caesar* und *Calliphora vomitoria*). *Lucilia* ist nach GESSARD (123, 124) nach dem Auskriechen farblos, zeigt aber sehr bald am Thorax und Abdomen einen zarten, rosenroten Schimmer, solange nämlich der Untergrund noch kein dunkles Pigment entwickelt hat; erst mit der Bildung dieses letzteren wird die Farbe grün. Dementsprechend erscheint die im fertigen Zustande blaue *Calliphora* zunächst gelb schillernd. Ich selbst habe seinerzeit frischgeschlüpfte Cetonien (Goldkäfer) untersucht. Man findet an solchen die Flügeldecken noch merklich kleiner als normal, gelblichweiß gefärbt, weich, etwas gerunzelt und viel dicker, als am völlig erhärteten, fertigen Käfer. Die gleiche gelblichweiße blasse Farbe zeigen auch die Hinterleibsringe auf ihrer ventralen Seite. Aber sowohl die Oberfläche dieser, wie jene der Flügeldecken läßt dann schon einen schönen Farbenschiller erkennen, besonders wenn man unter Alkohol oder Wasser untersucht. Im geraden Aufblick erscheinen die genannten Teile metallisch glänzend gelbgrün, bei sehr schrägem Lichteinfall dagegen tritt ein schön veilchenblauer Oberflächenschimmer auf, während zwischendurch Grün und Hellblau erscheint. Es gelingt in diesem Falle leicht, ohne vorausgehende eingreifende Mazeration die äußere Schicht ganz für sich zu isolieren, indem man einfach mit einem Skalpell die noch ganz weichen unterliegenden Chitinschichten abschabt. Man erhält so dünne und ganz durchsichtige Lamellen, welche nun, unter Wasser oder Alkohol untersucht, ein prachtvolles Farbenspiel zeigen, welches namentlich an den zarten Bauchschienen bei schrägem Lichteinfall auf das glänzendste hervortritt und auf den ersten Blick an die schönen Interferenzfarben der Seifenblasen erinnert. Im geraden Aufblick gelb oder gelbgrün glänzend, geht die Farbe beim Neigen des Objektes gegen die Lichtquelle allmählich durch Grün und Blau in ein schönes Violett über. Es würde iu diesem Falle wohl kaum jemand zweifeln, daß es sich um Interferenzfarben nach dem Prinzip dünner Blättchen handelt. Der Glanz der Farben, ihre Sättigung und

Intensität, sowie der gänzliche Mangel eines Pigmentes scheinen darüber kaum einen Zweifel zu lassen.

Die mikroskopische Untersuchung lehrt aber, daß es sich nicht um homogene Lamellen handelt, sondern um solche mit einer ziemlich komplizierten Struktur, und es erhebt sich daher die Frage, inwieweit etwa diese Strukturverhältnisse an dem Zustandekommen der Farbenerscheinungen mitbeteiligt sind.

Es scheint notwendig, auf diesen Punkt noch etwas näher einzugehen, um so mehr, als durch eine neuere Abhandlung von SCHULZE (336), die ich in der Bearbeitung der Skelettsubstanzen in diesem Handbuch leider nicht mehr berücksichtigen konnte, verschiedene interessante Einzelheiten über den Bau der äußersten Chitinlagen (bei Käfern), die ja für die Farbengebung ausschließlich in Frage kommen, bekannt geworden sind.

Die Untersuchungen SCHULZEs bestätigen die schon 1885 von BEAUREGARD gefundene Tatsache, daß die Flügeldecken der Käfer aus zwei verschieden dicken Chitinlagen bestehen, einer dorsalen festeren und einer dünneren ventralen, die beide durch chitinige dorsoventral verlaufende Quersäulen verbunden und am Deckenrand miteinander verlötet sind (Fig. 28). Es ist klar, daß diese Säulchen (columnae) für die Festigkeit der Flügeldecken von wesentlicher Bedeutung sein müssen; sie erscheinen dann auch in der Tat bei Käfern mit festeren Flügeldecken (*Geotrupes*) kräftiger und zahlreicher entwickelt als bei solchen mit weichen,

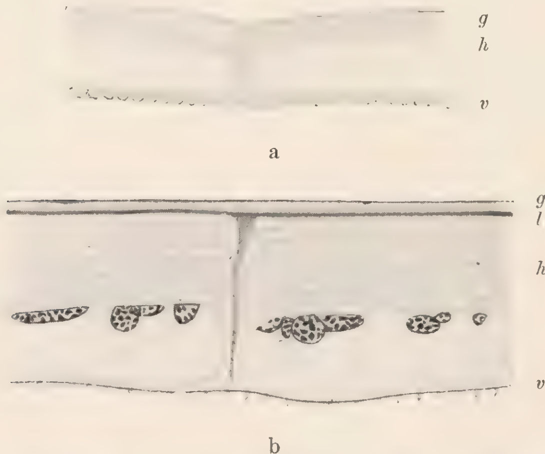


Fig. 28. a *Melasoma 20-punctatum.* Einfachster Typus der Flügeldecke (Querschnitt). b *Lucanus cervus.* Komplizierterer Typus (Querschnitt). An der inneren Balkenlage finden sich Tröpfchen anscheinend unverbrauchten Chitins von einer festeren Membran umgeben. *g* Grenzlamelle, *l* Sackschicht, *h* Hauptlage, *v* Ventrallage. (Nach PAUL SCHULTZE.)

biegsamen Flügeln (Canthariden). Später hat KRÜGER (195) die Entwicklung der Käferflügel während der Metamorphose beobachtet und gefunden, daß die Columnae Einsenkungen der dorsalen Deckschicht sind, die sich immer mehr der ventralen Platte nähern, um schließlich mit ihr zu verschmelzen (vgl. auch TOWER l. c.). Wenn die dorsale Lage aus zahlreichen Schichten besteht, biegen diese in die Columnae um und lassen diese im Flächenschnitt konzentrisch geschichtet erscheinen. Es entstehen so jene von mir den HAVERSschen Systemen der Knochen verglichenen

konzentrisch geschichteten Gebilde dicker, widerstandsfähiger Flügeldecken. Zwischen der oberen und unteren Chitinlage der Elytren bleibt nun entweder ein Hohlraum bestehen, „in dem z. B. bei den *Chrysomeliden* das von SCHULZE entdeckte Karotingewebe liegt, oder aber der ganze Raum wird allmählich vollständig oder so gut wie vollständig durch sekundäres Chitin ausgefüllt“ (z. B. bei vielen *Carabiden*).

Hier interessiert nun vor allem der Bau der *Oberflächenschicht der dorsalen Chitindecke*, denn sie ist für die Färbung maßgebend. Im einfachsten Falle handelt es sich um ein ganz dünnes *farbloses* Häutchen (*Grenzlamelle*), das auf Querschnitten als gleichmäßiger strukturloser Uebergang erscheint (Fig. 28 *g*). Die Hauptmasse der dorsalen Chitinlage wird in solchem Falle von Chitinschichten gebildet, welche in ihrer Gesamtheit die „*Hauptlage*“ bilden. Eine weitere Komplikation tritt dann ein, wenn sich zwischen die oft sehr dicke und aus zahlreichen Schichten bestehende Hauptlage und die Grundlamelle eine meist stark gefärbte Schichtenzone einschiebt, die SCHULZE als „*Lackschicht*“ bezeichnet. Zwischen ihr und der Grenzlamelle liegt dann endlich noch eine an günstigen Schnitten deutlich in die Erscheinung tretende, manchmal sogar sehr stark entwickelte Schicht, welche sich aus senkrecht zur Oberfläche stehenden *Stäbchen* zusammensetzt („*Stäbchen- oder Prismenschicht*“).

Besteht also eine Flügeldecke nach dem einfachen Typus aus:

Grenzlamelle } Dorsallage
Hauptlage }
Ventrallage („Dornenschicht“ SCHULZES),

so zeigt der zweite Typus:

Dorsallage {
Grenzlamelle } „Außenlage“ BÜTSCHLIS
Stäbchenschicht }
Lackschicht }
Hauptlage
Ventrallage

Was ich seinerzeit als „Emailschicht“ bezeichnete, deckt sich nicht, wie SCHULZE irrtümlich meint, mit der von ihm „Lackschicht“ genannten, meist dunkelbraunen oder schwarzen Lage, sondern umfaßt im wesentlichen die *Grenzlamelle und Stäbchenschicht*. Diese beiden sind es denn auch, welche zweifellos in erster Linie für das Zustandekommen optischer Farben bei Käfern in Betracht kommen.

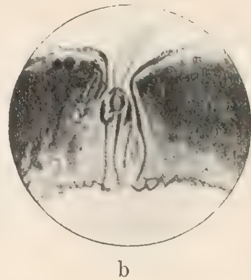
Soll hier das Prinzip der Farben dünner Plättchen Anwendung finden, so könnte natürlich primär nur die Grenzlamelle in Betracht kommen, aber auch sie nicht als Ganzes, sondern höchstens Teile derselben, sei es nun, daß es sich um eingeschlossene dünnste Luftschichten handelt oder daß die Grenzlamelle selbst wieder aus feinsten, mikroskopisch nicht mehr erkennbaren Lamellen sich aufbaut, die jede für sich optisch wirksam sind. Da ein Blättchen, welches möglichst glänzende Interferenzfarben zeigen soll, außerordentlich regelmäßig gebaut und insbesondere durch vollkommene Parallelität seiner beiden Flächen ausgezeichnet, außerdem aber auch an sich farblos sein muß, Eigenschaften, welche zwar häufig an anorganischen Objekten (besonders an Kristallen) auftreten, an organischen Gebilden aber wohl nur ausnahmsweise verwirklicht sind, so stehen, wie man leicht sieht der Annahme, die optischen Insektenfarben beruhten auf derartigen Interferenzerscheinungen, von vornherein gewisse Schwierigkeiten im Wege.

Von der Grenzlamelle ist in Aufsicht natürlich nichts zu sehen, da sie als homogenes, farbloses Häutchen über der Lackschicht liegt, und ebensowenig läßt sich in der Regel die Stäbchenschicht erkennen, es sei denn als feine Punktierung der noch zu besprechenden Musterung der Lackschicht. Von großem Interesse ist die Tatsache, daß die Grenzlamelle nicht wie alle übrigen Chitinschichten von der Gesamtheit der Hypodermiszellen (chitinogene Zellen) gebildet wird, sondern, wenig-

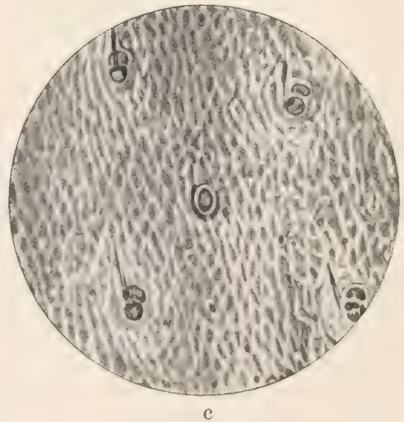
stens in den von Schulze näher untersuchten Fällen, als das Produkt besonderer Drüsenzellen aufzufassen ist, welche ihr Sekret erst zu einer Zeit an die Oberfläche ergießen, wo selbst schon die Hauptlage in Bildung begriffen ist, alo in einer sehr späten Zeit der Puppenentwicklung. Schulze bildet einen Schnitt durch die Flügeldecken eines gelben, noch unausgefärbten Exemplares von *Lucanus cervus* ab, welches durch einen günstigen Zufall gerade in dem Augenblicke abgetötet worden war, als die Abscheidung der Grenzlamelle erfolgte (Fig. 29). „Um diese Zeit hat nur erst die Bildung der ersten Chitinschicht der Hauptlage (Balkenschicht) begonnen, alles andere stellt nur Außenlage dar. Der mittlere, später gelblich gefärbte Teil der Lackschicht hat sich mit Hämatoxylin blau gefärbt, erscheint also im Photogramm dunkel, die



a



b



c

Fig. 29. *Lucanus cervus.* Gelber (unausgefärbter) Käfer. a Schnitt durch den Flügeldeckenrand, b Außenlage mit Haar und Drüse (Qnerschnitt), c unterste Lage der Sackschicht von unten gesehen mit Innenrelief. In der Mitte ein Säulchen, umgeben von vier Haarporen, neben diesen die nierenförmigen Oeffnungen der die Grenzlamelle bildenden Drüsen. (Nach Paul Schultze.)

äußere und innere später braune Begrenzung besitzt dagegen gelbliche Eigenfarbe. Nach außen von der Lackschicht ist sehr deutlich die Stäbchenschicht (Alveolarsaum Bütschlis) zu sehen. Sie besteht aus dicht nebeneinander stehenden, mit Pikrinsäure sich gelb färbenden Stäbchen. Als äußerste, dorsale Begrenzung finden wir dann die Grenzlamelle, die auf Schnitten durch fertige Decken als dünne farblose Membran erscheint, hier aber, da sie noch nicht erhärtet, sondern eben erst abgeschieden war, durch die plötzliche Konservierung in ganz unregelmäßiger Weise erstarrt ist und infolgedessen besonders klar zur Anschauung kommt. Sie tritt uns in diesem Stadium als basophiles Sekret entgegen, das bei Aufsicht bei seiner Ausbreitung auf dem obersten Sechseckrelief der Lackschicht (vgl. später) als mit Hämatoxylin gebläutes Häutchen, in dem die Partien, die über den Sechseckwänden liegen, einen

dunkleren blauen Ton angenommen haben, auffällt. Bei einigem Zusehen findet man aber auch diejenigen Stellen der Decke, aus denen die Flüssigkeit fließt, Poren, die an dem fixierten Material durch einen blauen Pfropf verstopft sind, und zwar liegt eine nierenförmige Oeffnung neben einem Haargebilde (Fig. 29 c). Beide Gebilde sind über die ganze Decke verbreitet und in großer Zahl vorhanden. Auf dem Querschnitt finden wir näheren Aufschluß über diese Elemente. Die Oeffnung ist der Ausgang einer einzelligen länglichen Drüse (Fig. 29 b)." (SCHULZE.)

Ob die Bildung der Grenzlamelle (oder vielleicht des gesamten Emails d. h. Grenzlamelle + Stäbchenschicht) in allen Fällen in dieser Weise erfolgt, bleibt zunächst fraglich. Leider fehlen gerade Untersuchungen solcher Käfer, bei welchen der Email Sitz optischer Farben wird. Was ich seinerzeit über den mikroskopischen Bau der Außenlage der Flügeldecken junger eben ausgeschlüpfter noch gelber Cetonien mitteilte, bedarf nach dem eben Mitgeteilten wohl einiger Korrekturen. Es handelte sich offenbar um Flächenansichten der gesamten Außenlage (Grenzlamelle, Stäbchenschicht und Lackschicht). Die charakteristische polygonale Felderung (Zellenzeichnung) ist auf die Lackschicht allein zu beziehen. Diese besteht nach SCHULZE (bei *Lucanus*) „aus einer homogenen körnigen, bei auffallendem Licht rötlichbraunen, bei durchfallendem mehr dunkelgelb gefärbten Masse, die als Ganzes nicht mehr in einzelne Lagen spaltbar ist; wohl aber gelingt es bisweilen, wenn man ein Stück derselben unter dem Deckglas zerdrückt, an den Bruchstellen einzelne übereinander liegende Zonen zu erkennen, die offenbar nacheinander gebildet wurden." Eine Wabenstruktur im Sinne BÜTSCHLIS (resp. KAPZOWS) wird von SCHULZE in Abrede gestellt, dagegen hält er, wie ich es auch schon früher angegeben habe, eine sechseckige Felderung in der Flächenansicht für typisch. Untersucht man die Entstehung dieser Zeichnung, „so sieht man mit aller Deutlichkeit, daß sie einen genauen Abklatsch der darunter liegenden Bildungszellen darstellen. Die Seiten der Sechsecke liegen nun nicht in einer Ebene mit den von ihnen eingeschlossenen Teil, sondern sind vielmehr erhaben; sie stellen also ein Sechseckrelief dar, und zwar besitzt nicht nur die oberste Lage ein solches, sondern auch die tiefer liegenden. Diese eigentümliche Bildung kommt dadurch zustande, daß die Epidermiszellen in der Umgebung des zentral gelegenen Kernes die betreffende Substanz (Chitin) meist spärlicher abscheiden als an der Peripherie" („Kantensekretion" nach meiner Bezeichnung, vgl. dieses Handb. III). „Die Grenzschicht, welche die Lackschicht von der ersten Lamelle der chitinigen Hauptlage trennt, zeigt merkwürdigerweise nach innen, also ventral gerichtete Erhabenheiten. Ihr Relief besteht ebenfalls in der Hauptsache aus Sechsecken, die aber weit unregelmäßiger und mehr in die Länge gezogen sind, als die der übrigen Lagen" (SCHULZE, vgl. dieses Handb. III).

Für die uns hier in erster Linie interessierenden Fälle, wo der Email d. h. die die Lackschicht außen überziehende Lage (resp. Lagen) Sitz der optischen Farben wird, spielt jene in der Regel dunkel (braun bis schwarz) gefärbte Schicht lediglich die Rolle einer dunklen Folie, von der sich die glänzenden Farben der Grenzlamelle um so wirkungsvoller abheben. Doch hat, wie sich an geeigneten Beispielen zeigen läßt, auch die Stäbchenschicht an dem Zustandekommen der Farbeneffekte ihren nicht unwesentlichen Antheil.

Am deutlichsten tritt dies an einem Käfer hervor, der auch sonst sich für die Beurteilung der Natur der optischen Farben sehr geeignet erwies. Es handelt sich um den durch prachtvoll smaragdgrüne Flügeldecken ausgezeichneten *Smaragdistes africana*.

Betrachtet man eine Flügeldecke im auffallenden Licht, indem man das Auge möglichst senkrecht zur Fläche orientiert, so erscheint sie hellgrün mit schönem atlasartigen Glanze. Das sehr

lebhafte, freudige Grün hat dann einen unverkennbaren Stich ins Gelbliche und ist über die ganze Oberfläche gleichmäßig verbreitet. Der Flügel sei dabei auf einem in der Nähe des Fensters befindlichen Tisch so orientiert, daß seine Längsachse in der Richtung des einfallenden Lichtes liegt. Blickt man nun von der Zimmerseite her schräg auf den Flügel so erscheint das Grün um so bläulicher je größer der Einfallswinkel des Lichtes wird, und kann selbst in reines Blau übergehen. Man kann sich davon am besten überzeugen, wenn man das gewölbte Brustschild in der Nähe des Fensters, quer zur Richtung des Lichteinfalles sitzend, bis etwa in die Höhe der Augen hebt. Immer jedoch wird unter diesen Verhältnissen die Beobachtung sehr bald gestört durch das Hervortreten farblosen Glanzes, in ähnlicher Weise wie die Firnisschicht eines Oelgemäldes unter Umständen die Wahrnehmbarkeit der Farben beeinträchtigt. Viel schöner macht sich daher jene Farbenänderung bemerkbar, wenn man eine Flügeldecke oder den ganzen Käfer in ein Schälchen mit Alkohl versenkt und dasselbe dann, schräg darauf blickend, in der Höhe des Gesichtes hält. An Stelle des Grün (im geraden Aufblick) erscheint dann ein prachtvolles, sehr gesättigtes Violettblau. Ich möchte besonders betonen, daß für einen gegebenen Einfallswinkel die Schillerfarbe in diesem wie in der Mehrzahl der Fälle bei Käfern fast ganz unabhängig ist von der sonstigen Orientierung des Objektes.

Es liegt darin ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Schillerfarben bei den meisten Schmetterlingen, für deren Hervortreten es keineswegs gleichgültig ist, ob beispielsweise die Flügelwurzel oder der freie Rand der Lichtquelle zugekehrt liegt.

Im grellen durchfallenden Licht erscheint eine solche Flügeldecke intensiv gelbrot. Läßt man verdünnte Kalilauge während längerer Zeit einwirken, so tritt allmählich eine immer weiter gehende Entfärbung ein, indem ein gelbbrauner Farbstoff in Lösung geht. Schließlich wird der Flügel blaßgelblich und ganz durchsichtig, ohne daß jedoch der farbige Schiller verschwindet. Mit Leichtigkeit läßt sich dann die Emailschicht als eine sehr dünne, offenbar widerstandsfähigere (härtere) Chitinlamelle ablösen. Solche fast ganz durchsichtige Chitinplättchen erscheinen auf weißem Grunde im durchfallenden Licht meist noch schwach gelbbräunlich gefärbt. Auf dunklem Grunde schillern sie jedoch immer noch prachtvoll grün, wobei der Farbenton um so mehr ins Blaue spielt, je weniger im durgehenden Lichte das Gelb hervortritt. Ganz deutlich zeigt sich schon bei Lupenvergrößerung im auffallenden Lichte, daß die am stärksten entfärbten Stellen des Emails himmelblau, die noch stärker gelb tingierten dagegen grün erscheinen, und dies wird noch deutlicher, wenn man mit einer stärkeren Vergrößerung (etwa Zeiß A) arbeitet. Die Fläche erscheint dann förmlich hellblau und grün marmoriert, und man erkennt im durchfallenden Lichte, daß alle stärker gelben Partien im reflektierten Lichte grün aussehen.

Durch wochenlanges Mazerieren in verdünnter Kalilauge gelang es mir, absolut farblose Emailblättchen zu gewinnen, die nun auf dunklem Grunde rein himmelblau erscheinen; die Färbung tritt am schönsten unter Wasser hervor, ist aber auch noch nach dem Einlegen solcher Präparate in Glyzerin sehr deutlich und zwar in demselben Farbenton zu sehen. Ich betone dies besonders, weil es

sich mit sonst ganz ähnlichen Emailpräparaten, die man durch wochenlanges Mazerieren in (etwa halb-)verdünnter Salpetersäure erhält, etwas anders verhält. Solche meist noch deutlich gelbliche Plättchen (die Farbe ist hier wohl hauptsächlich auf chemische Wirkung der Säure zurückzuführen) erscheinen auf dunklem Grunde ebenfalls prachtvoll hellblau, doch schlägt diese Farbe nach dem Einlegen in Glyzerin in der Regel sehr bald in das ursprüngliche Smaragdgrün um, um erst nach dem Auswaschen mit Wasser wieder hervorzutreten. Im durchfallenden Lichte ist leicht zu erkennen, daß dies wesentlich auf dem stärkeren Hervortreten des gelben Farbentones im Glyzerin beruht. Warum dies geschieht, vermag ich freilich nicht zu sagen.

Ich möchte besonderen Nachdruck auf den Umstand legen, daß zwar das normale Smaragdgrün des Käfers eine „Schillerfarbe“ ist, nicht aber jenes Himmelblau, denn dieses ist so gut wie ganz unabhängig vom Einfallswinkel des Lichtes. Es hat auch nicht den eigentümlichen Glanz der Normalfarbe und erscheint sozusagen matter, wiewohl keineswegs minder gesättigt. Erwähnt sei noch, daß die beschriebenen charakteristischen Farbenerscheinungen an isolierten durchsichtigen Emailplättchen unabhängig davon sind, ob das Licht an der Außen- oder Innenfläche reflektiert wird. So dünne Plättchen kann man aber freilich nur durch anhaltendes Mazerieren in Lauge oder Säure erhalten. Versucht man es dagegen mit einem Rasiermesser, möglichst dünne Splitter der Emailschicht von der Oberfläche einer trockenen Flügeldecke abzuspalten (was der Härte und Glätte des Emails wegen nicht leicht gelingt), so erhält man stets außen lebhaft grüne, innen aber tiefschwarze Fragmente — ein Beweis, daß die glänzend grüne Färbung wirklich nur in den alleräußersten Schichten des Chitins entsteht.

Um nun über den feineren Bau (die „Struktur“) dieser letzteren Aufschluß zu erhalten, sieht man sich wieder gezwungen, zu einem schonenden Mazerationsverfahren seine Zuflucht zu nehmen. Bei mikroskopischer Untersuchung des ganzen trockenen Flügels ist nicht eben viel über die in Betracht kommenden Strukturverhältnisse herauszubekommen. Im auffallenden Lichte mit einem schwachen System untersucht (A Zeiß), erscheint die Oberfläche gleichmäßig smaragdgrün, mit feinen schwarzen Pünktchen dicht übersät. Nur ganz undeutlich und schattenhaft macht sich die mosaikartige Zellenzeichnung der tiefer liegenden Lackschicht bemerkbar.

Will man stärkere Vergrößerungen benützen, so ist dies nur mit Hilfe des sogenannten „Vertikal-Illuminators“ der Firma Zeiß zu ermöglichen. Bei Anwendung einer genügend starken Lichtquelle sieht man dann mit System D im wesentlichen dasselbe Bild, nur erscheinen natürlich die schwarzen Pünktchen deutlicher, und man erkennt, daß das grüne Licht von den schmalen Zwischenräumen derselben ausstrahlt. Es scheint sich hier um ein Bild zu handeln, welches durch grübchenförmige Einsenkungen der Emailschicht an den Stellen der „Columnae“ SCHULZES bedingt wird.

Untersucht man durch Mazeration in Kalilauge oder Salpetersäure isolierte, möglichst entfärbte Plättchen der Außenlage mit starken Systemen, so findet man die Oberfläche anscheinend äußerst feinwabig, während bei tieferer Einstellung die Zellenmosaik der Lackschicht deutlich hervortritt. Man muß aber den Tubus eine ganze Strecke weit senken, ehe diese polygonale Felderung sichtbar wird,

was auf eine immerhin beträchtliche Dicke der Emailschicht (Grenzlamelle + Stäbchenschicht) hinweist. Klappt man eine solche Lamelle um und betrachtet die Falte im optischen Querschnitt, so erhält man ein Bild, welches durchaus an den Cuticularsaum (Stäbchensaum) mancher Darmepithelien erinnert. Ueber der gelben Lackschicht breitet sich nämlich ein ganz farbloser, ziemlich breiter Saum aus, der auf das zierlichste von vertikalen (senkrecht zur Flügelfläche gerichteten) dicht aneinander stehenden Linien durchzogen ist. An Präparaten aus Salpetersäure sind diese Stäbchen immer gelb gefärbt, doch halte ich es für wahrscheinlich, daß sie auch schon unter normalen Verhältnissen gelb tingiert sind. Die äußerste Begrenzung zeigt stets deutlich einen doppelten Kontur, der dem Grenzhäutchen entspricht.

In allen Punkten sehr ähnlich verhält sich ein unserem Goldkäfer (*Cetonia aurata*) nahestehender Käfer aus Japan, *Potosia Preyeri*. Gerade von oben gesehen, erscheinen die sehr stark metallglänzenden Flügeldecken, sowie das Brustschild messingfarbig mit einem Stich in Kupferrot. Blickt man dagegen von der Seite her schräg darauf, so geht die Farbe in ein schönes Spangrün (Blaugrün) über. Unter Alkohol sieht man je nach der Größe des Einfallswinkels die ganze Skala zwischen Kupferrot und Blau. Durch längeres Mazerieren in Kalilauge läßt sich die Außenlage wieder leicht in größeren Stücken ablösen. Dieselben sehen dann aus, als wären sie aus lauter kleinen, unregelmäßigen Stückchen dünnen Metallblechs zusammengefügt und erscheinen im geraden Aufblick (unter Alkohol oder Wasser) hellglänzend messinggelb, bei zunehmend schrägem Lichteinfall werden sie gelbgrün, grün, blaugrün und schließlich schön blau. Sie sind ziemlich durchscheinend und bieten, auch von der Hinterseite her gesehen, noch eine ausgezeichnete Metallfarbe dar. Diese Farbe wie überhaupt die ganze Außenlage, welche wie ein zartes Goldplättchen dem Flügel aufliegt (man könnte geradezu sagen, die ziemlich dicke Chitinmasse der Flügeldecken sei „vergoldet"), erweist sich ganz außerordentlich widerstandsfähig. Beim Kochen mit verdünnter Salpetersäure wird die Masse des Flügels schon nach kurzer Zeit ganz weich und brüchig, während die Außenlage so gut wie unverändert bleibt und völlig isoliert sowohl von außen wie von innen prachtvollen Metallglanz zeigt. Ersterenfalls in gerader Aufsicht goldgelb, beim Neigen (unter Alkohol) in Grün umschlagend, letzterenfalls kupferrot, beim Neigen glänzend smaragdgrün.

Im durchfallenden Lichte tritt in gelber Farbe die Mosaikfelderung der Zellabdrücke sehr deutlich hervor, und größere Gruppen derselben erscheinen durch hellgelbe, ziemlich breite Streifen abgeteilt. Bei starker Vergrößerung zeigt jedes Feldchen eine sehr feine und dichte Punktierung, ganz ähnlich wie bei *Smaragdistes*. Daß dieselbe auch hier als Ausdruck des optischen Querschnittes von stäbchenartigen Gebilden aufzufassen ist, welche eine gelb pigmentierte ziemlich dicke Chitinschicht senkrecht durchsetzen bzw. sie bilden, ist am Umschlagsrande eines zusammengebogenen Stückes der isolierten Emailschicht leicht zu erkennen.

Wie im vorigen Falle ist für den Farbenton der einen so ausgezeichneten Metallglanz darbietenden Oberfläche des Chitinskelettes auch hier vor allem die Menge noch vorhandenen dunkelgelben Pigmentes in der „Stäbchenschicht" und den darunter gelegenen gefelderten

Chitinlagen der Lackschicht maßgebend. Es ergibt sich dies sowohl bei Untersuchung mit unbewaffnetem Auge wie auch mit dem Mikroskop. Ersterenfalls sieht ein durch längere Mazeration in Kalilauge abgelöstes Blättchen unter Alkohol bei ziemlich senkrechtem Lichteinfall glänzend kupferrot aus; kocht man aber die isolierten Blättchen mit verdünnter Salpetersäure und entzieht man ihnen so einen weiteren Teil des Pigmentes, so erscheinen sie unter gleichen Bedingungen hell-messinggelb mit einem deutlichen Stich ins Grünliche. Untersucht man dieselben Präparate (in Glyzerin) im auffallenden Tageslicht, so leuchten (Zeiß, Objektiv A) die vom Lichte in günstiger Richtung getroffenen Feldchen ersterenfalls intensiv gelb oder rotgelb auf, während sie anderenfalls prachtvoll grün bis blaugrün erscheinen. Es ist mir in diesem Falle nicht gelungen, durch noch so lang fortgesetzte Mazeration in Lauge oder Säure wirklich farblose Blättchen der Außenlage zu erhalten, doch zweifle ich nicht, daß die Reflexionsfarbe auf dunklem Grunde auch hier blau gewesen sein würde.

Welche Bedeutung das Zusammenwirken der durch die Emailschichten veranlaßten optischen Farben mit den gelben oder rötlichen Pigmenten besitzt, lehrt besonders eindringlich eine junge, eben geschlüpfte Cetonie. Zu dieser Zeit, wo die Flügeldecken und der Hinterleib (ventral) noch weich und gelblichweiß (abgesehen von dem farbigen Schiller) aussehen, zeigen Kopf, Brust und Beine bereits eine starke Pigmententwicklung und damit eine der normalen sich nähernde Färbung. Während die Rückenfläche des Brustschildes unter Alkohol im geraden Aufblick bereits schön goldgrün glänzt (noch etwas gelblicher, als am fertig ausgefärbten Käfer), erscheinen die ventralen Partien sowie die Beinschienen zur gleichen Zeit noch rotviolett gefärbt.

Bei manchen verwandten Käfern verharren, wenn man so sagen darf, die Flügeldecken in bezug auf ihre Färbung in einem jugendlichen Stadium. So gleichen dieselben bei *Euphonia fulgida* den jungen, noch weichen Flügeln von *Cetonia aurata*. Sie sind wie diese durchscheinend und enthalten nur wenig Pigment. Infolgedessen ist der Metallglanz dieses Käfers verhältnismäßig gering. Im durchfallenden Licht auf weißem Untergrund erscheint die Farbe der Flügeldecken blaß lehmgelb. Erst unter Alkohol im auffallenden Lichte tritt der farbige Schiller deutlich hervor und zwar in geradem Aufblick mit lebhaft grüngelber Farbe. Man kann sich in diesem Falle durch Unterschieben eines Stückchens schwarzen Papieres leicht davon überzeugen, wie sehr die Lebhaftigkeit des farbigen Glanzes dadurch gehoben wird. Durch Neigen des Flügels gegen das einfallende Licht geht der Farbenton wieder durch reines Grün in Blau und Blauviolett über. Durch ein außerordentlich lebhaftes Farbenspiel zeichnet sich *Popilia cupricollis* (Padong) aus. Das spiegelglatte, wie polierte Brustschild erscheint an der stark konvexen Oberfläche lebhaft kupferrot (unter Alkohol fast rubinrot), an den steilen Seitenflächen dagegen intensiv grün. Neigt man dasselbe unter Alkohol etwas gegen das vom Fenster her einfallende Licht, so erscheinen bei gewisser Stellung fast alle Farben des Spektrums in regelmäßiger Aufeinanderfolge. Die am steilsten abfallende, gegen das Licht am stärksten geneigte Partie erscheint violett, und von da aus nach oben hin folgen Blau, Grün, Gelb bis zu einem prachtvollen feurigen Rubinrot. Dieselbe Farbenfolge tritt unter gleichen Bedingungen auch

an den dicken, stark zylindrisch gekrümmten Schenkeln der Beine hervor. Die nur schwach gelbbraun pigmentierten, ganz durchscheinenden Flügeldecken zeigen auch ihrerseits ein nicht minder herrliches, mit dem Lichteinfall wechselndes Farbenspiel. Trocken erscheinen sie ziemlich mattbraun. Schiebt man aber unter eine in Alkohol liegende Flückeldecke ein Stückchen schwarzes Papier, so leuchtet dieselbe im geraden Aufblick lebhaft kupferrot. Die Farbe geht beim Neigen in ein glänzendes Smaragdgrün und schließlich in Violett über. Es bieten diese fast durchsichtigen Flügeldecken außerdem erwünschte Gelegenheit, sich davon zu überzeugen, daß der farbige Glanz, wenngleich etwas gedämpft und abgeschwächt, auch von der Innenseite her gesehen wird. Läßt man eine solche Flügeldecke längere Zeit in verdünnter Kalilauge mazerieren, so läßt sich die dünne Emailschicht als ein zartes, immer noch deutlich rot schillerndes Häutchen leicht ablösen. Daß auch in diesem Falle eine nur sehr viel zartere „Stäbchenschicht" vorhanden ist, darauf weist die stellenweise trotz der Runzelung ganz deutliche sehr feine Punktierung isolierter Emailplättchen hin.

Bekanntlich zeichnen sich die sogenannten Prachtkäfer (Buprestiden) durch einen besonders intensiven Metallglanz und Farbenschiller aus. Ich hatte Gelegenheit, einige der schönsten Repräsentanten dieser Gruppe zu untersuchen, vor allem die große, aus Ceylon stammende *Sternocera sternicornis.*

Dieser prächtige Käfer erscheint oben und unten gleichmäßig goldgrün mit so starkem Metallglanz, daß er wie aus Erz geformt aussieht. Die Emailschicht der Flügeldecken, welche von je 4 Längsreihen matter, etwas vertiefter Flecken durchzogen werden, erhält durch dichtstehende kleine Grübchen ein eigentümlich rauhes (körneliges) Aussehen. In auffälligster Weise ändert sich schon bei Betrachtung eines trockenen Sammlungsexemplares der Farbenton des metallischen Schillers je nach dem Einfallswinkel des Lichtes. Wie in allen früheren Fällen erscheint das Grün um so gelblicher (und schließlich rotgelb), je mehr das Licht senkrecht auffällt. Je schräger man dagegen auf die Oberfläche blickt, desto blauer erscheint das Grün, um schließlich in Violett überzugehen. Viel prachtvoller, ja geradezu herrlich gestaltet sich dieses Farbenspiel, wenn man eine Flügeldecke unter Alkohol beobachtet. Blickt man gerade von oben herab auf einen unter Alkohol liegenden Flügel, so glänzt er prachtvoll rot wie poliertes Kupfer; durch Messinggelb, Grüngelb, Grün, Blaugrün, Blau bis zum Violett kann man dann je nach dem Lichteinfall alle nur denkbaren Uebergänge beobachten. Besonders glänzend gestaltet sich das Indigblau und Violett.

Obwohl die Flügeldecken eine beträchtliche Dicke besitzen, bildet das metallglänzende Email doch nur einen sehr dünnen Ueberzug, wovon man sich leicht überzeugt, wenn man es versucht, mit einem Rasiermesser einen möglichst dünnen Oberflächenschnitt abzuspalten. Die unmittelbar darunter gelegenen Chitinschichten sind dunkel (fast schwarz) pigmentiert.

Untersucht man eine trockene Flügeldecke im auffallenden Lichte mit schwächeren Systemen (Zeiß A), so tritt, wenn man nicht auf die abschüssigen Seitenflächen, sondern auf die Mitte der konvex gekrümmten Oberfläche einstellt, an keiner Stelle Färbung hervor, als an den der Lichtquelle (dem Fenster) zugewendeten Flächen der zahl-

reichen kleinen Grübchen der Oberfläche. Man sieht daher lauter hell und zwar lebhaft grün aufleuchtende Segmente auf einem völlig dunklen Grunde. Nirgends erscheint Gelb. Ganz anders, wenn man mit dem Vertikal-Illuminator (System D) untersucht. Dann erscheinen gerade jene kleinen Grübchen tief dunkel, während die zwischenliegenden Flächen hellgelb oder rötlichgelb leuchten, durchzogen von hellgrünen Schlieren, die größere Felder als Grenzlinien umziehen. Dasselbe Bild, nur sozusagen im Kleinen, sieht man schon bei Lupenvergrößerung, wenn man den Flügel mit der langen Achse parallel dem Fenster orientiert. Es handelt sich dabei um Rillen (Furchen), welche flache ebene Feldchen eingrenzen und aus deren Tiefe infolge des schrägen Lichteinfalles auf die Wände der Furchen grünes Licht zurückstrahlt. Auch bei starker Vergrößerung sieht man keine Andeutung einer Zellenzeichnung, sondern es erscheinen die leuchtenden Flächen völlig homogen ohne jede Spur einer Reliefstruktur. Dasselbe konstatiert man auch an dünnen Splittern der Emailschicht im durchfallenden Lichte (in Glyzerin). Der Farbenton erscheint dann gelbbraun, und es läßt sich auch hier nicht die geringste Andeutung einer Struktur (Punktierung, Streifung) erkennen. Läßt man dagegen die Flügeldecken in halbverdünnter Salpetersäure mehrere Tage mazerieren, so werden sie fast entfärbt (lehmgelb), und das Email erscheint im auffallenden Lichte als himmelblau schillernder dünner Ueberzug. Im Gegensatze zu anderen Käfern hängt hier die Außenlage mit den später abgelagerten Chitinschichten (Hauptlage) sehr innig zusammen und läßt sich daher erst nach eingreifendem Mazerationsverfahren und auch dann nur in kleinen Fetzen isolieren. Von der Fläche gesehen, zeigen dieselben nun eine sehr deutliche polygonale Felderung (Zellenzeichnung), während alle einzelnen Feldchen zugleich eine dichte Punktierung erkennen lassen. Im Profil tritt wieder eine ganz analoge Stäbchenstruktur hervor wie in den früher erwähnten Fällen. Ja, man kann sagen, daß dieselbe hier sogar noch stärker entwickelt ist als dort. Es handelt sich offenbar um cilienartige Gebilde, die, wenn sie durch lange Mazeration in HNO_3 erweicht sind, sich beim Bedecken mit dem Deckglas oft umlegen, so daß dann die Mosaikfeldchen ein zierlich gestreiftes Aussehen gewinnen.

Im wesentlichen dieselben Erscheinungen konstatiert man auch bei anderen Prachtkäfern, so z. B. bei *Chrysodema fucata*, dessen Flügeldecken infolge einer viel gröberen Skulptur (Rippen und dazwischen gelegene, von tiefen Runzeln durchzogene Flächen) den Einfluß derartiger Unregelmäßigkeiten der Oberfläche auf die Farbe des zurückgeworfenen Lichtes noch viel deutlicher erkennen lassen, als es bei *Sternocera* der Fall ist. Immer aber tritt die Tatsache in deutlichster Weise hervor, daß vom senkrechten Lichteinfall bis zu einem gewissen Neigungswinkel fast alle Farben des Spektrums durchlaufen werden (vom Kupferrot bis zum Violett). Zugleich lernt man aber an den Prachtkäfern auch noch die weitere wichtige Tatsache kennen, daß der Farbeneindruck ganz wesentlich mit von der Orientierung der Flügeldecken in bezug auf die Lichtquelle abhängt, ein Umstand, der namentlich für die Schillerfarben der Schmetterlinge höchst bedeutungsvoll ist.

Liegt eine Flügeldecke von *Chrysodema* unter Alkohol und steht die Längsachse senkrecht zum Fenster, so erscheinen im geraden

Aufblick sowohl die Rippen wie auch die zwischenliegenden Flächen kupferrot (bronzefarbig). Richtet man aber den Flügel mit seiner Längsachse parallel dem Fenster, so erscheinen die dem Fenster zugewendeten Abhänge der erhabenen Rippen grün, blau oder violett, die Täler dazwischen jedoch kupferrot. Man sieht, daß die Ursache der Erscheinung wieder nur in der Verschiedenheit der Einfallswinkel des Lichtes zu suchen ist.

Wie schon erwähnt, ist im trockenen Zustande an der Oberfläche der Flügeldecken weder Zellenzeichnung noch Punktierung zu erkennen. Beides ist dagegen in ausgezeichneter Weise an dem ebenfalls metallglänzenden Chitinpanzer der ventralen Seite, sowie an den Beinschienen der Fall. Besonders deutlich, weil scharf umgrenzt, erscheint die Zellmosaik bei *Chrysodema*, während bei *Sternocera* die Grenzen der Feldchen minder scharf ausgeprägt sind. Es ist noch besonders hervorzuheben, daß bei Untersuchung mit dem Vertikal-Illuminator die einzelnen polygonalen Feldchen keineswegs alle gleich gefärbt erscheinen, sondern daß in demselben Gesichtsfeld gelbe, rötliche und grüne nebeneinander vorkommen können. Doch überwiegt bei *Sternocera* in der Regel die eine oder andere Farbe (meist Gelb), und es hängt das ohne Zweifel wieder von der Lage des Präparates zum einfallenden Lichte ab. Daher nimmt das Grün an den abhängigen Partien im allgemeinen an Ausdehnung und Intensität zu. Dies läßt sich noch deutlicher erkennen, wenn man mit schwachen Vergrößerungen (Zeiß A) im auffallenden Lichte untersucht. Diejenigen Partien des Präparates, die am steilsten abfallen, erscheinen dann oft lebhaft blau, daran schließt sich nach oben hin Grün, Grüngelb und schließlich an der konvexen Oberfläche Gelb oder Gelbrot.

Faßt man eine bestimmte Gruppe von Feldchen ins Auge und dreht den Objekttisch, so kann es geschehen, daß dieselben ihre Farbe ganz deutlich ändern, also ganz unverkennbar unter dem Einfluß verschiedener Einfallswinkel der Lichtstrahlen. Von besonderem Interesse, namentlich mit Rücksicht auf gewisse farbig reflektierende Schuppen bei Käfern, ist der Umstand, daß bei Betrachtung mit dem Vertikal-Illuminator nicht nur verschiedene Mosaikfeldchen der Unterseite bei *Chrysodema* im ganzen verschieden gefärbt erscheinen, sondern daß auch ein und dasselbe Feldchen an verschiedenen Stellen seiner Fläche verschiedene Farben aufweisen kann. Es kommt Rot neben Grün von diesem scharf abgegrenzt vor, oder Gelb und Rot, Gelb und Grün usw. Manchmal ist der Uebergang ganz unvermittelt, anderenfalls verwaschen.

Ich habe stellenweise Rot, Gelb, Grün und Blaugrün auf einem und demselben Feldchen vereint gefunden. Daß ein solches Verhalten nicht wohl auf eine verschiedene „Struktur“ (Skulptur), noch weniger aber auf Verschiedenheiten von „Schillerstoffen“ bezogen werden kann, liegt ziemlich auf der Hand. Man wird sich aber vielleicht der Tatsache erinnern, daß bei Seifenblasen gar nicht selten verschiedenfarbige Schlieren und Flecken vorkommen, die im großen ein ähnliches Bild darbieten, wie es mikroskopisch an jenen Käfern hervortritt.

Es liegt nahe, beide Erscheinungen auf dieselbe Ursache, d. h. eine stellenweise verschiedene Dicke der dünnen durchsichtigen Schicht zn beziehen, welche Interferenzfarben erzeugt.

Eine sehr eigentümliche und auffallende Erscheinung ist der Metallglanz (Gold- und Silberglanz) gewisser Schmetterlingspuppen, dessen biologische Bedeutung nicht leicht zu erklären sein dürfte. In sehr ausgezeichneter Weise findet sich Goldglanz in Form von Flecken oder größeren Flächen angeordnet bei den freihängenden Puppen des kleinen Fuchses (*Vanessa urticae*). POULTON hat darauf hingewiesen, daß der Gold- und Silberglanz in auffallender Weise an den Glanz des Glimmers erinnert, und vermutet, daß es sich um eine Schutzfärbung handelt, durch welche die an glimmerhaltigem Gestein befestigten Puppen schwer erkennbar werden. Er zeigte außerdem, daß die Gold- und Silberfarbe durch Licht, welches von gold- und silberglänzenden Flächen zurückgeworfen wird und dem die Raupen kurz vor der Verpuppung ausgesetzt waren, auffallend begünstigt wird. Dennoch glaube ich nicht, daß die Ansicht POULTONS das Richtige trifft, denn es spricht nicht nur die weite Verbreitung speziell von *Vanessa urticae*, sondern auch das beschränkte Vorkommen glimmerhaltiger Gesteine mit Entschiedenheit dagegen, wie auch schon WALLACE (Darwinismus, p. 303) hervorhebt. POULTON erörtert dann auch die Frage, ob es sich etwa um ein Warnungszeichen (Schreckfarbe) handelt, durch welches Ungenießbarkeit der betreffenden Puppen angezeigt wird. Der außerordentlich lebhafte Goldglanz mancher exotischer Schmetterlingspuppen könnte vielleicht zugunsten einer solchen Anschauung geltend gemacht werden. Hierher gehört z. B. die Puppe von *Danais Chrysippus*. BOISDUVAL (Fauna entomol. de Madag. etc. p. 36) sagt von der Puppe der *Euplaea Gondotii*: „Le Chrysalide ressemble à une bulle d'or extrêmement brillante.“ Anch FRITZ MÜLLRR hält den Goldschimmer der Puppen von *Mechanitis lysimnia* und von *Danais Erippus* für ein Warnungszeichen: „Beide gehören zu der ungenießbaren Gruppe der Danaïnen. Die Raupe der *Mechanitis lysimnia* lebt an mehreren stachligen *Solanum*-Arten in kleinen Gesellschaften und an der Unterseite der Blätter der Futterpflanze hängen sich die Puppen auf; es gibt nichts Prächtigeres, als diese ganz und gar in schönstem Metallglanz strahlenden, nicht selten zu 10, 12 oder mehr beisammenhängenden Puppen.“ Die Puppe von *Danais Erippus* ist grün und nur mit einigen goldenen Punkten geziert, von denen eine quere Reihe kleiner, lebhaft glänzender Wärzchen am meisten in die Augen fällt. Andere Puppen mit Metallglanz, der aber nie zu so hellem Goldglanz wird wie bei *Mechanitis*, sah FRITZ MÜLLER nur in Gefangenschaft (z. B. verschiedene *Aselpha*-Arten). Er glaubt, „daß hier der Metallglanz nicht als Warnung vor Ungenießbarkeit, sondern als Schutz dient, weiß aber nicht in welcher Weise“. „Da“, so fährt MÜLLER in einem Briefe an POULTON fort, „in unserem Urwald Gestein nirgends zutage tritt, ist bei diesen großenteils an Urwaldsäumen lebenden Arten wohl kaum an Aehnlichkeit mit mineralischen Substanzen zu denken. Alle Puppen, die ich im Freien an Pflanzen zwischen Laub gefunden habe (z. B. *Morpho, Caligo, Prepona, Siderone, Catanephele*), sind grün, mit Ausnahme von *Acraea* (ungenießbar), deren Puppen weiß sind mit schwarzen Dornen.“ Ein ähnlicher Fall, wie bei *Mechanitis*, scheint bei der Puppe der indischen *Euplaea core* vorzuliegen, die leicht sichtbar an der Futterpflanze der Raupe befestigt ist und durch ihren Silberglanz sofort auffällt.

Eine außerordentliche Zunahme in bezug auf räumliche Ausbreitung des Goldglanzes beobachtete Venus (389) an Puppen von *Vanessa urticae*, welche sich aus Raupen gebildet hatten, die in einem verglasten Holzkasten täglich längere Zeit direkter Sonnenbestrahlung ausgesetzt worden waren. Die wenigen Raupen, welche überlebten, lieferten statt der gewöhnlichen braungrauen, mit einigen Goldpunkten gezierten Puppen solche von leicht gelblicher Färbung, am ganzen Körper mit dem schönsten Goldglanze überzogen. Eine solche Form bildet auch Poulton (l. c.) ab. Gräfin Linden beobachtete überaus auffallende Färbungsverschiedenheiten der Puppenhüllen von *Vanessa urticae*, je nachdem die Raupen in der Wärme (32—35 ° C) oder bei gewöhnlicher Zimmertemperatur gezogen wurden. Sie erwähnt allerdings nichts von dem Goldglanze, sondern bemerkt nur, daß ersterenfalls die Puppenhüllen „in den schönsten Perlmutterfarben schillerten" und von dunklem Pigment fast ganz frei waren.

Landois (205) führte den Goldglanz der *Vanessa*-Puppen darauf zurück, daß nach dem Trocknen der äußeren Haut zwischen ihr und der Epidermis des in der Puppe ruhenden Falters (? B.) sich Luft befindet, welche durch die gelbe Haut hindurchschimmert. In ähnlicher Weise versuchte Leydig (209) den Silberglanz der Raupe von *Saturnia Yamamai* zu erklären, indem er die feinen einzelstehenden Silberpünktchen auf mit Luft gefüllte Zellen (? B.) bezog, welche durch die glashelle Oberhaut dieser Raupe hindurchschimmern. Nach Poulton (l. c.) soll der Goldglanz der *Vanessa*-Puppen durch Flüssigkeitsschichten hervorgebracht werden, welche innerhalb der Chitinhaut gelegen wären. Beim Trocknen der Puppenhaut soll der Goldschimmer verschwinden, um beim Befeuchten wiederzukehren. Er bringt dies in Beziehung zu einer Beobachtung Nickerls, welcher angibt, daß der goldige Metallglanz von *Carabus auronitens* nach Ueberwinterung in Gefangenschaft verschwindet, um wieder hervorzutreten, wenn der Käfer Wasser zu sich genommen hat. Ich halte es für das Wahrscheinlichste, daß der farbige Metallglanz in den erwähnten Fällen durch totale Reflexion an dünnen Luftschichten innerhalb der gelb pigmentierten Chitinhaut hervorgebracht wird. Es würde sich demnach um eine ähnliche Erscheinung handeln, wie bei gewissen Wasserinsekten, welche durch einen dünnen Luftüberzug silberglänzend erscheinen.

Eine solche Totalreflexion an Luftschichten scheint auch in manchen Fällen die Ursache des auffallend starken Metallglanzes bei gewissen Käfern zu sein. Betrachtet man den aus New Queensland stammenden, wie aus poliertem Messing geformten *Anoplognathus aureus* im geraden Aufblick unter Alkohol, so erscheint er in toto prachtvoll metallglänzend und zwar in hell messinggelber Farbe. Blickt man schräg darauf, so tritt farbloser Glanz ein. Bei noch schrägerem Lichteinfall bemerkt man dann ein blasses Himmelblau, doch ist dieser Farbenwechsel hier viel weniger ausgesprochen als in allen früher besprochenen Fällen. Die Flügeldecken sind ziemlich dünn und durchscheinend. In verdünnter Kalilauge verschwindet die prächtige Metallfarbe schon nach kurzer Zeit unter Braunfärbung. Sie kehrt auch nach dem Auswaschen und Trocknen nicht zurück und es beruht daher das Schwinden des Glanzes sicher auf einer tiefer greifenden Strukturänderung. Es läßt sich nun leicht zeigen, daß innerhalb der Außenlage sich eine Luftschicht

befindet. Bringt man einen Skeletteil des Käfers in halbverdünnte Salpetersäure, so zeigt sich schon nach wenigen Stunden die Wirkung in einem zunächst nur teilweisen Verschwinden des Metallglanzes. Während einzelne Teile der Oberfläche noch deutlich messinggelb erglänzen, erscheint der größte Teil derselben bei geradem Aufblick mattbraun. Neigt man jedoch (unter Alkohol) das Präparat gegen das einfallende Licht, so erkennt man noch hier und da messinggelb glänzende, kleine Flecken und Punkte und zwar sind das immer Stellen, wo bei stärkerer Vergrößerung unter dem Oberflächenhäutchen ein Luftbläschen liegt. Läßt man ein solches Skelettstück nach gehörigem Auswaschen gut trocknen, so zeigt es auch an den braunen Teilen, besonders bei schrägem Lichteinfalle, einen deutlich gelben Metallglanz, aber freilich nicht annähernd so stark wie an noch normal lufthaltigen Stellen.

Im durchfallenden Lichte untersucht erscheint ein solcher Flügel immer hell schwefelgelb. Glückt es mit einem scharfen Rasiermesser ein Splitterchen der sehr harten messinggelben Emailschicht von einer trocknen Flügeldecke abzuspalten, so überzeugt man sich leicht, daß die oberste dünne Schicht (Cuticula) im durchfallenden Licht matt blaugrau aussieht. Ueber die Beschaffenheit der tieferen Chitinlagen geben am besten die an sich dünnen, messingglänzenden Bauchschienen (Ventralseite) Aufschluß. Ohne weitere Präparation erkennt man bei Untersuchung in Glyzerin, daß die ganze Chitinmasse aus mehreren deutlich voneinander gesonderten Schichten besteht. Unmittelbar unter der Außenlage folgt eine durch deutliche Zellenzeichnung ausgezeichnete Lamelle, deren Maschen heller, deren Balkenwerk dagegen rostgelb gefärbt erscheint. Hieran schließen sich nach unten noch 2—3 dünne Chitinschichten, welche bereits die von mir seinerzeit beschriebene, für die Lamellicornier so charakteristische Netz- oder Geflechtstruktur zeigen. Die Netzbälkchen sind hier aber auch noch diffus gelb gefärbt und zwar die oberen dunkler, die tieferen heller. Darunter folgen dann endlich weitere Chitinlagen, welche zwar gleichen histologischen Bau, aber keine Färbung zeigen. Nach Mazeration in verdünnter Kalilauge erscheinen die Flächen der einzelnen Mosaikfeldchen in der Stäbchenschicht wieder fein punktiert.

Ein merkwürdiges Verhalten der äußersten farbengebenden Schicht der Flügeldecken gewisser Käfer (besonders Cicindeliden) hat neuerdings Paul Schulze (336) entdeckt. Man erkennt an der Oberfläche sehr deutlich eine Reliefskulptur, die im wesentlichen aus erhabenen Leisten besteht, die nicht ganz regelmäßige, sechseckige, oben offene Kästchen bilden (Fig. 30). Behandelt man eine Cicindelendecke im Thermostaten etwa 8 Tage lang mit verdünnter Kalilauge, so geht mit ihr eine merkwürdige Veränderung vor. Sie entfärbt sich ganz, und die gesamte Reliefskulptur löst sich vollständig auf, so daß es sich wohl kaum um Chitin handeln kann. Frisch ausgeschlüpfte, noch unausgefärbte Tiere lassen von dieser Außenschicht noch nichts erkennen; es findet sich „nur eine dünne Chitinlage, die offenbar als Abklatsch der Epidermiszellen sechseckig gefeldert ist". Läßt man Kalilauge auf eine fertig entwickelte Flügeldecke nur etwa 2 Tage einwirken, so werden nur die oberflächlichsten Schichten zerstört, während im übrigen die Reliefstruktur gerade dann sehr deutlich hervortritt (Fig. 31). Man erkennt dann an der Basis der buckelförmigen Erhebungen („Cyrtome" nach Schulze) je 4—5 feine Poren,

durch die offenbar das skulpturerzeugende Sekret herausfließt und sich auf den chitinig vorgebildeten Sechseckkanten ausbreitet. Nach dem Sekreterguß staut sich anscheinend die Masse an den Poren und bildet ein „Cyrtom“. Die Farbenpracht der Cicindelen-Flügeldecken ist bei Aufsicht in starker Beleuchtung sehr groß (vgl. Deschamps, 59). Die Grübchen erscheinen (bei *Cicindela hybr. riparia*) braun, umringt von Grün; auf den Sechsecken liegen einige

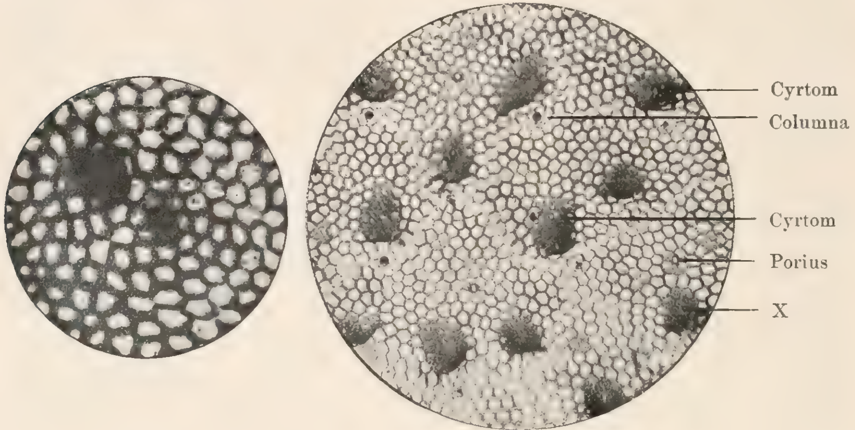


Fig. 30. Fig. 31.

Fig. 30. *Cicindela hybrida* L. Ein Skulptursystem der Decke. 350 : 1.
Fig. 31. *Cicindela hybrida maritima* Latr. Sekretrelief etwas mit HKO behandelt. 160 : 1.

blaue Lichter. Die Cyrtome erscheinen gelbrot, gegen den Flügelrand mehr kupferrot. Bei *C. hybr. maritima* sind die Grübchen blau, grün umsäumt, die Zwischenräume kupferrot, die Cyrtome leuchtend rot. Auch die brasilianische Rutelide *Chrysina macropus* weist nach P. Schulze eine in KOH lösliche Reliefskulptur auf, die sich hier in einzelne Blättchen zerspalten läßt, die alle die Sechseckzeichnung aufweisen. „Die oberen sind gelblich, die unteren farblos. Unter der Sekretschicht folgt eine dunkelbraune Lederschicht (Balkenlage). Die untersten, unpigmentierten, zuerst gebildeten Lagen sind trübweißlich und erscheinen isoliert, bei durchfallendem Licht betrachtet, leicht bläulich, durch die darunter liegende braune Schicht wird dieses Blau verstärkt (d. h. also wohl, sie wirken als trübes Medium auf dunklem Grunde, B.). Die oberen gelben Sekretlagen verwandeln das Blau in das schöne helle Grün, das der Käfer aufweist. Schabt man vorsichtig die oberste Schicht ab, so kommt unter ihr die intensiv blaue Färbung zum Vorschein (Schulze).“ Hiermit stimmt auch die Bemerkung von Ohaus (277a) hinsichtlich einer anderen Rutelide *Macraspis pantochloris*; er gibt an, daß „beim frisch entwickelten Käfer alles spätere Grün violett oder blau glänzt, erst mit dem Dickerwerden des Chitinpanzers stellt sich die grüne Färbung ein“.

Zusammenfassung.

Welche Schlüsse lassen sich nun etwa aus den mitgeteilten Beobachtungen über die physikalichen Ursachen der metallischen Schillerfarben schuppenloser Käfer ziehen? Vor allem ergibt sich, daß sich dieselben durch eine gewisse, ich möchte fast sagen, schematische Einförmigkeit auszeichnen. In der großen Mehrzahl der Fälle findet man bei senkrechtem Aufblick die farbig reflektierenden Flächen kupferrot, bronzefarbig oder in verschiedenen Nuancen gelbgrün (goldgrün) glänzend. Sehr viel seltener erscheint Blau oder Violett. Mit wachsendem Einfallswinkel macht sich dann immer ein Farbenwechsel bemerkbar und zwar im Sinne der Aufeinanderfolge der Spektralfarben nach ihrer zunehmenden Brechbarkeit. Bildet Rot den Ausgangspunkt, so werden in der Regel alle Farbenstufen bis zum Violett durchlaufen. Brücke (34, 35a) hat zuerst auf die große Bedeutung hingewiesen, welche den „Farben dünner Blättchen“ für das Zustandekommen des Schillers an Teilen des Integumentes vieler Tiere zukommt. Dieselben entstehen bekanntlich, wenn weißes Licht sowohl an der Vorder- wie an der Hinterseite einer sehr dünnen farblosen Schicht reflektiert wird. „Die beiden auf diese Weise zu gleicher Zeit und in gleicher Richtung ins Auge gelangenden, von derselben ursprünglichen Schwingung herrührenden Teilschwingungen müssen nämlich wegen des verschiedenen Weges, den sie zurückgelegt haben, einen bestimmten Phasenunterschied aufweisen, welcher im wesentlichen von dem Verhältnis der Lichtwellenlänge in der dünnen Schicht zu der Dicke der letzteren abhängt und daher für die verschiedenen Farben des Spektrums verschieden ausfällt. Ist die Dicke der Schicht gerade so groß, daß dabei nur eine Farbe des Spektrums einen Phasenunterschied von $1/2$ Wellenlänge erhält und deshalb auch nur diese vollständig ausgelöscht wird, während ebenfalls nur bei einer zweiten der Phasenunterschied eine ganze Wellenlänge beträgt, und also nur diese durch die Interferenz ihre maximale Intensität erlangt, während die übrigen Farben die Zwischenstufen zwischen den beiden genannten bilden, so zeigt die daraus resultierende Gesamtfarbe des dünnen Blättchens den möglichst hohen Grad der Sättigung. Solches ist aber offenbar nur bei Blättchen von ganz bestimmter Dicke der Fall und sowohl bei dickeren, wie bei dünneren wird deshalb die Interferenzfarbe unreiner.“ (Walter, 404.) Als solche Farben dünner Blättchen deutete z. B. Brücke das opalisierende Schillern der Haut gewisser Cephalopoden. Es ist mir nicht zweifelhaft, sagt Brücke, „daß diese Farben Interferenzfarben dünner Blättchen sind; erstens spricht dafür der außerordentliche Glanz und die Lebhaftigkeit der Farben und zweitens der Umstand, daß alle Farben, welche hier vorkommen, einer bestimmten Abteilung der Farbenskala entnommen sind, es sind nämlich keine anderen als die des dritten Newtonschen Ringsystemes, welche vom Violett aufwärts bis zum Rot vollständig und in allen Abteilungen vertreten sind“. Die gleichen Gründe ließen sich nun auch für die gleiche Deutung der Schillerfarben schuppenloser Insekten geltend machen, zumal es ja ohne besondere Schwierigkeiten gelingt, die äußersten Chitinschichten in geeigneten Fällen als farbloses oder gefärbtes „dünnes Blättchen“ zu isolieren, an welchem sich dann der farbige

Schiller in nicht minderer Schönheit beobachten läßt, als sonst. Tatsächlich liegen aber die Dinge gar nicht so einfach und es muß unter allen Umständen auch mit der besonderen Struktur jener Schicht der Außenlage gerechnet werden, die oben als „Stäbchenschicht“ bezeichnet wurde und anscheinend gerade in den typischen Fällen besonders stark entwickelt erscheint.

Es ist ohne weiteres klar, daß, wenn lediglich die alleräußerste Chitinschicht als „dünnes Blättchen“ fungierte, die geringfügigste Verletzung der Oberfläche die Farbe vernichten müßte. Dem ist aber keineswegs immer so. Es gibt zwar Fälle, wo ganz leichtes Schaben mit einem Skalpell schon genügt, um den Schiller zu beseitigen, in anderen Fällen aber (wie z. B. bei *Smaragdistes*) kann man verhältnismäßig tief eindringen, ehe das atlasartig glänzende Grün verschwindet, jedenfalls viel tiefer, als sich mit der Annahme vertragen würde, daß die Färbung nur allein an einen ganz dünnen Ueberzug gebunden ist, der optisch als dünnes Blättchen wirken könnte. Es wäre also daraus zu folgern, daß die Stäbchenschicht an und für sich farbengebend wirkte. Wenn man sich fragt, wie dies möglich wäre, so ist in erster Linie an einen Fall zu denken, wo eine derartige Struktur in der Tat Schillerfarben bedingt. Ich erinnere hier an das sehr bekannte „Irisieren“ der Augen mancher Insekten (Libellen, Schmetterlinge, verschiedene Dipteren). Es handelt sich bei diesem Phänomen, wie die Untersuchungen Exners (71a) gezeigt haben, um etwas ganz Aehnliches, wie bei dem farbigen Leuchten der mit einem „Tapetum“ versehenen Wirbeltieraugen, wiewohl die Erscheinung keineswegs in allen Einzelheiten aufgeklärt ist. Bei diesen letzteren handelt es sich um Reflexion des Lichtes an einem retinalen oder choroïdealen Tapetum lucidum, dessen Farben in beiden Fällen auf gleiche Weise zustande kommen. Es sind nicht Interferenzfarben durch Reflexion des Lichtes an dünnen Schichten erzeugt, sondern sie beruhen auf der Anwesenheit doppeltbrechender Mikrokristalle, die in Zellen liegen. Unter Einwirkung von HCl lösen sie sich mit Gasentwicklung (CO_2) und die Farbe wird sogleich zerstört. Fast alle Farben des Spektrums finden sich an den leuchtenden Augenhintergründen, die manchmal ein überaus prächtiges Bild geben; im allgemeinen überwiegen die roten und gelben Farbentöne, doch sind auch blaue und grüne Farben nicht selten (Pütter).

Bei Insekten hat Leydig zuerst ein Tapetum beschrieben; er schildert vollkommen zutreffend, wie man bei Oeffnung des Auges, z. B. eines Nachtschmetterlings, von der schönen glänzenden Membran überrascht wird, die in der Tiefe des Auges liegt und auf den ersten Blick als eine Art Tapetum erkannt werden muß. Exner (l. c.) überzeugte sich von der Richtigkeit seiner Angabe, „daß es sich hier um kleine Tracheenäste handelt, welche die Membrana fenestrata durchbohren und sich alsbald in Büschel feinster Tracheen auflösen. Je ein solches Büschel umgibt korbförmig das untere Ende des Sehstabes und läuft an demselben, ihn einhüllend, nach vorne. . . . . .“ „Es kann“, wie Exner bemerkt, „keinem Zweifel unterliegen, daß diese Form des Tapetums wohl die vollkommenste ist, die überhaupt in der Tierwelt vorkommt, oder doch bekannt ist, nicht nur wegen der Anordnung an den Sehstab, sondern auch wegen der Verwendung von Luft, als einem Körper von sehr geringem Brechungsindex.“ (Exner.) Es ist ohne weiteres klar, daß diese Art von Tapetum einen farbigen

Glanz des Auges nicht bedingen kann. In vielen zusammengesetzten Augen findet sich aber auch zwischen den vorderen Anteilen der Kristallkegel eine lichtreflektierende Substanz (Iristapetum), ein gleich hinter der Cornea gelegenes Pigment, das die verschiedensten Farben und Helligkeiten besitzen kann, die Grundfärbung des Auges im auffallenden Lichte bedingt. So gibt es rote (*Galathea*), blaue (*Pagurus, Nica edulis*), blaugrüne (Libellen, *Peneus membranaceus*), gelbe (*Pieris rapae*), lichtbraune (*Epinephele, Carcinus Maenas*) und dunkelbraune Augen bis zu völligem Schwarz.

Es scheint nun keineswegs undenkbar, daß hinter der Stäbchenschicht gelegene reflektierende Pigmentlagen auch für die Färbung des chitinigen Exoskelettes mancher Insekten von Bedeutung sind und es ließe sich zugunsten dieser Ansicht anführen, daß sich bisweilen auch ein Phänomen beobachten läßt, welches an Insektenaugen seit Leydig als „Pseudopupillen" bekannt ist und von Exner näher untersucht wurde. Betrachtet man das mit Alkohol benetzte Brustschild von *Smaragdisthes* im direkten Sonnenlicht, so bemerkt man einen rundlichen, tiefschwarzen Fleck, in dessen Umgebung das normale lebhafte Grün erscheint. Ein ganz ähnliches Bild erhält man auch, wenn man mittels des Zeissschen Vertikal-Illuminators ohne Linsensystem, d. h. mittels eines total reflektierenden Prismas, das Licht eines Auerbrenners senkrecht auf die Oberfläche des unter Alkohol befindlichen Brustschildes des genannten Käfers fallen läßt. Das Schälchen mit dem Präparat wird auf dem Objekttisch eines Mikroskopstativs ohne Okular und Objektiv in geeigneter Weise orientiert und man blickt von oben her darauf unter Anordnung eines schwach vergrößernden Glases. Auch dann sieht man sehr schön die „Pseudopupille" als runden, schwarzen Fleck, umgeben von einem breiten, grünen Ring, der zu äußerst wieder von einem schwarzen Saum, den abschüssigen Partien des Thorax, begrenzt erscheint. Nimmt man einen ganzen Käfer, benetzt ihn mit Alkohol und betrachtet ihn bei direkt auffallendem Sonnenlicht, so erscheint das Phänomen der Pseudopupille als breites, dunkelschwarzes Band, welches von den grün leuchtenden Rändern der Flügeldecken und des Brustschildes begrenzt wird. Exner hat bekanntlich die entsprechenden Erscheinungen an Insektenaugen einerseits auf die von der Form und Lage der Facettenglieder (Kristallkegel) abhängigen katoptrischen Wirkungen derselben, andererseits aber auf ihr Verhältnis zu dem sie umgebenden schwarzen Pigment, sowie gewissen farblosen (weißen) oder farbigen Substanzen bezogen. Wenn es nun auch als sicher gelten darf, daß das Phänomen der Pseudopupille durch die besondere Struktur der Stäbchenschicht bedingt wird, so muß ich es doch auf Grund erneuter Untersuchung für ausgeschlossen halten, daß bei *Smaragdisthes* das schöne Grün auf eine „Tapetumwirkung" zurückgeführt werden kann, wie ich früher glaubte, sondern es spielen hier offenbar andere Momente die wichtigste Rolle. Ich habe schon in meiner ersten Mitteilung auf die Möglichkeit hingewiesen, daß die Stäbchenschicht als „trübes Medium" wirken könnte und optisches Blau erzeugt, welches sich mit Pigmentgelb zu Grün kombiniert. Es erscheint mir in dieser Hinsicht besonders beachtenswert, daß die isolierte Außenlage (Dorsallage) des genannten Käfers auf dunklem Grunde himmelblau und nicht schillernd, d. h. unabhängig vom Einfallswinkel des Lichtes erscheint, ja, ich glaube behaupten zu dürfen, daß auch

in anderen Fällen die möglichst vom optischen Einfluß des gelben Pigmentes befreite Stäbchenschicht (nebst Grenzlamelle) unter gleichen Verhältnissen blau aussieht (im durchfallenden Lichte schwach gelblich). Das normale Grün würde dann im wesentlichen aus der Ueberlagerung optischen Blaues über Pigmentgelb resultieren, welches letztere teils in der Stäbchenschicht selbst, teils in tieferen Schichten gelegen ist. Ich will nun durchaus nicht behaupten, daß mit dieser Annahme die in Betracht kommenden Erscheinungen befriedigend erklärt wären. Dagegen spricht vor allem der Umstand, daß das Grün eben in den meisten Fällen eine ausgesprochene „Schillerfarbe“ ist und sich schon durch seinen Glanz und seine Intensität als von den Farben trüber Medien verschieden erweist. Immerhin lassen sich Tatsachen anführen, welche wenigstens an eine Mitbeteiligung dieses Faktors denken lassen. So haben V. Häcker und G. Meyer auch die blaue Farbe der Vogelfedern als „Farbe trüber Medien“ zu deuten versucht und eine Struktur beschrieben, welche direkt an die „Stäbchenschicht“ erinnert.

Läßt man ein durch langdauernde Mazeration in Kalilauge isoliertes, im durchfallenden Licht fast ganz farbloses, im auffallenden schön himmelblaues Emailplättchen nach gehöriger Entwässerung in Alkohol auf einer Glasplatte auftrocknen, so zeigt sich nicht, wie ich erwartet hatte, das Blau auf dunklem Grunde am schönsten, es fehlt im Gegenteil fast ganz und nur ein leichter bläulicher Schimmer liegt über dem trockenen, farblosen Häutchen. Daß auch bei nachträglichem Befeuchten das Blau nicht wieder in der ursprünglichen Schönheit hervortritt, scheint darauf hinzudeuten, daß irreparable Strukturänderungen (Schrumpfungen) durch das Trocknen herbeigeführt wurden. Am schönsten und intensivsten erscheint das Blau an im Wasser aufbewahrten Emailplättchen, verblaßt aber um so mehr, mit je stärker lichtbrechenden Flüssigkeiten man die Präparate imbibiert. In Nelkenöl oder Kanadabalsam sieht man fast keine Spur mehr von Farbe.

Bekanntlich zeichnen sich unter den Crustaceen die Sapphirinen durch prachtvollen Metallglanz und leuchtende Schillerfarben aus. Wie bei Käfern ändern sich dieselben mit dem Einfallswinkel von lebhaftem Blau durch Indigo, Violett Rot, Orange in Gelb. Schon ältere Autoren (Claus, Haeckel) sprechen von einer direkt unter der Chitinhülle liegenden in polygonale Felder geteilten Schicht, der sie eine „feinkörnige“ Struktur zuschreiben, „vollständig derjenigen der Kieselschale von *Pleurosigma angulatum*, *P. hippocampus* und anderen als Probeobjekten bekannten Diatomeen entspricht“ (E. Haeckel). Haeckel glaubte, daß diese Struktur von sich kreuzenden Liniensystemen herrühre und daß auch jene Farben als „Interferenzerscheinungen“ durch diese Leistensysteme hervorgebracht werden. Neuerdings hat H. Ambronn (3) wieder den Glanz der Sapphirinen untersucht und gezeigt, daß jene „feinkörnige“ Struktur „von dicht aneinander liegenden prismatischen Stäbchen herrührt und nicht von Leisten . . . .“ „Besonders deutlich wird dies an Stellen, an denen durch gelinden Druck die einzelnen Prismen sich gegenseitig verschoben haben; oft hängen ganze Reihen derselben noch zusammen, oft auch liegen einzelne regellos zerstreut umher.“ (Ambronn.) Ich habe ganz ähnliche Bilder bei *Sternocera* nach Mazeration in HNO_3 erhalten. Auch das Verhalten der „Stäb-

chen" im polarisierten Lichte stimmt bei den Sapphirinen und bei Käfern überein. Es leuchten nach AMBRONN ersterenfalls alle jene Stäbchen oder Stäbchenreihen auf, „welche in ihrer Richtung gegen die Oberfläche verschoben worden sind. Es verhalten sich also die einzelnen Stäbchen wie optisch einachsige negative Kristalle und ihrer Gestalt nach wie hexagonale Prismen.

Betrachtet man zwischen gekreuzten Nicols den Umschlagsrand eines durch Kalibehandlung isolierten Emailplättchens von *Smaragdisthes*, so erscheint der zierlich gestreifte „Stäbchensaum" immer dann dunkel, wenn die Längsachse der Stäbchen mit der Richtung der einen oder anderen Polarisationsebene zusammenfällt, leuchtet dagegen in maximaler Helligkeit, wenn die Stäbchenachse die Polarisationsebenen der beiden Nicols unter einem Winkel von 45° schneidet. Man erkennt dann außerdem, daß die äußerste Begrenzung eines solchen optischen Querschnittes von einer ebenfalls stark leuchtenden Linie (Cuticula) gebildet wird, welche von dem oberen Ende der hellen Stäbchen durch einen schmalen tiefdunklen Zwischenraum getrennt erscheint.

Es handelt sich demnach in der fraglichen Schicht sowohl bei Sapphirinen wie bei Käfern um pallisadenartig dicht aneinander gerückte optisch einachsige anisotrope Gebilde, die letzterenfalls ohne allen Zweifel aus Chitin bestehen. AMBRONN hält es für möglich, daß sie bei den Sapphirinen „vielleicht als echte Kristalle anzusprechen sind" und betrachtet die Prismenschicht jedenfalls als von der „Chitinhülle" verschieden (? B). Zwischen beiden nimmt er „eine morphologisch nicht näher zu charakterisierende Schicht von schwacher Lichtbrechung" (offenbar unserer dunklen Zwischenzone entsprechend) an, „welche als wirksames dünnes Blättchen anzusehen wäre". Die Dimensionen der „Prismenschicht (— bei *S. fulgens* beträgt der Querdurchmesser der Prismen gegen 0,8—1 μ, der Längsdurchmesser parallel der optischen Achse gegen 1,3 μ; bei seiner mit *S. pachygaster* verwandten Art war der Querdurchmesser der einzelnen Prismen etwas über 1 μ, der Längsdurchmesser gegen 1,5—2 μ —) lassen es von vornherein ausgeschlossen erscheinen, daß das leuchtende Farbenspiel der Sapphirinen von dieser Schicht selbst hervorgerufen wird." „Da die auftretenden Farben jedenfalls in die ersten Ordnungen der NEWTONschen Skala gehören, so müßte die hervorrufende Schicht viel dünner sein." AMBRONN konnte außerdem zeigen, daß man die Prismenschicht „nebst allen Details der Streifung erhalten und doch die Farben zum Verschwinden bringen kann", wie dies ja auch bei Käfern möglich erscheint. Er neigt sich daher der Meinung zu, daß jene Schicht „wohl als eine stark reflektierende mittelbar die Intensität der Farben erhöht". In der Tat bleibt in diesem Falle, soweit ich sehe, eine andere Deutung kaum möglich, da es sich um völlig durchsichtige, von dunklem Pigment ganz freie Organismen handelt, bei welchen daher auch die Prismen- oder Stäbchenschicht in keiner Weise für die Entstehung optischen Blaues als Farbe trüber Medien verantwortlich gemacht werden kann. Ob dies aber nicht bei den fast immer mit einem tiefdunklen Untergrund (Lackschicht) versehenen Käfern der Fall ist, erscheint mir auf Grund

meiner Erfahrungen doch fraglich. Gleichwohl halte ich auch hier die Farben dünner Blättchen für den allerwesentlichsten Faktor und die Stäbchenschicht nur insoweit für beteiligt, als sie zur Erzeugung optischen Blaues (als trübes Medium) mit beiträgt und andererseits durch ihr starkes Reflexionsvermögen den Glanz der Farben wesentlich erhöht.

Auf einem wesentlich anderen Standpunkt steht B. Walter (404), welcher geneigt ist, die Schillerfarben als „Oberflächenfarben“ (Reflexionsfarben) aufzufassen und daher das Vorhandensein besonderer „Schillerstoffe“ (Pigmente) anzunehmen.

In der Tat braucht man sich nur des schönen metallisch-glänzenden Grüns zu erinnern, welches eine trockene Fuchsinschicht darbietet, um einzusehen, daß der Gedanke, die so auffallend ähnliche Färbung gewisser Käferflügeldecken könnte in gleicher oder doch ähnlicher Weise zustande kommen, außerordentlich naheliegt.

Seit lange weiß man, daß Farben durch bloße (elektive) Reflexion des Lichtes ohne jede besondere Struktur der reflektierenden Fläche entstehen können und spricht in solchen Fällen von „Oberflächenfarben“ der betreffenden Körper. Wir verdanken Walter (l. c.) über diesen Gegenstand eine vortreffliche Untersuchung, deren wesentliche Resultate er später nochmals im Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Jena, G. Fischer, 1913, Lief. 38, p. 836 ff. zusammengefaßt hat. Es sei gestattet, hier nur ganz kurz das Wesentlichste hierüber mitzuteilen, indem ich in bezug auf die Details auf die zitierten Abhandlungen verweise.

Die bekanntesten Beispiele der Oberflächenfarben liefern diejenigen gewisser Metalle (Kupfer, Gold) und man spricht daher auch vielfach von Metallfarben. Dieser Name ist jedoch insofern nicht berechtigt, als die Oberflächenfarbe bei den Metallen nicht die Regel, sondern die Ausnahme bildet, und tatsächlich haben wir denn auch die eigentlichen Stoffe mit Oberflächenfarben nicht hier, sondern bei den Farbstoffen (Pigmenten) zu suchen. Ja es sind gerade die sehr stark färbenden, d. h. also einen Teil der Strahlen des Spektrums sehr stark absorbierenden Stoffe dieser Art, wie z. B. Fuchsin, Diamantgrün u. a., welche eine besonders ausgesprochene Oberflächenfarbe zeigen, und zwar auch nur in festem Zustande. So zeigt das Diamantgrün aus seinen Lösungen nach Verdunstung des Lösungsmittels auf irgendeinen Gegenstand aufgetrocknet, eine prachtvoll kirschrote Oberflächenfarbe, während das von einer sehr dünnen Schicht desselben durchgelassene Licht eine grünblaue Farbe zeigt; gerade umgekehrt zeigt dagegen das Fuchsin unter gleichen Umständen eine glänzend goldgrüne Oberflächenfarbe, während rotes Licht durchgeht.

Man sieht, daß in beiden Fällen die reflektierte Farbe im allgemeinen der von dem betreffenden Körper am stärksten absorbierten entspricht, während die Farbe im durchfallenden Licht (die „Körperfarbe“) gerade durch die nicht absorbierten Anteile des Spektrums bestimmt wird. Beide verhalten sich daher zueinander im allgemeinen wie Komplementärfarben (Heidingersches Gesetz). In aller Strenge gilt diese Regel für Schillerstoffe allerdings nicht.

Stokes machte schon geltend, daß die Körperfarbe einer solchen Substanz ja auch wesentlich von der Dicke der durchstrahlenden Schicht abhängt, während andererseits auch die Oberflächenfarbe bei einem und demselben Stoffe nichts Bestimmtes ist, sondern wesentlich von dem Einfallswinkel und von der optischen Beschaffenheit des angrenzenden Mediums abhängig ist. „So schillert z. B. das Fuchsin in der Luft schön gelbgrün, dagegen auf Glas aufgetragen und von unten her senkrecht beleuchtet, blaugrün, ja am Diamanten unter denselben Umständen sogar rein blau, eine Farbe, die natürlich keineswegs mehr komplementär ist zu dem fast reinen Spektralrot des von einer dickeren Fuchsinschicht hindurch gelassenen Lichtes, sowie auch nicht zu dem Rosa, welches die Durchlaß- oder Körperfarbe einer ganz dünnen Schicht dieses Farbstoffes bildet.“ (Walter.) Es wird also, wie man sieht, die Oberflächenfarbe eines Schillerstoffes auch ganz wesentlich mit vom Brechungsexponenten des angrenzenden Mediums bestimmt und ist es daher nicht gleichgültig, ob der stark absorbierende Farbstoff frei an der Luft liegt oder ob er in eine Flüssigkeit eingebettet oder endlich in einer Chitinhaut aufgelöst ist. Dies letztere würde nach Walter mit den Schillerstoffen der Insekten der Fall sein. In bezug auf den Einfallswinkel gilt die Regel, daß der Ton einer Oberflächenfarbe bei Vergrößerung des Einfallswinkels sich im spektralen Sinne vom Rot nach dem Violett hin verschiebt. Gerade diese Erscheinung war es ja, die, wie Walter bemerkt, den Zoologen bei den Schillerfarben der Tiere stets am meisten aufgefallen ist, und deren Erklärung sie auf die verschiedenartigste Weise versucht haben.

Auf den ersten Blick hat die Annahme von Walter, daß die Schillerfarben bei vielen Vögeln und Insekten auf die Anwesenheit besonderer sehr stark absorbierender Pigmente (Schillerstoffe) beruhen, welche durch die Eigenschaft ausgezeichnet sind, nur einen Teil (eben den besonders stark absorbierten) der Strahlen des auffallenden Lichtes sehr stark zu reflektieren, die übrigen Teile dagegen sehr schwach, etwas außerordentlich Bestechendes und man wird in der Tat zu dem glänzenden Goldgrün vieler Käfer kaum ein passenderes Analogon finden können als die Oberflächenfarbe einer trockenen Fuchsinschicht.

Von neueren Autoren, welche sich der Ansicht Walters angeschlossen haben, muß besonders Michelson (265) genannt werden, der sich hauptsächlich auf Analogien der Reflexion polarisierten Lichtes an Substanzen mit ausgeprägten Oberflächenfarben (Anilinfarben) und schillernden Naturobjekten stützt. Die Entstehung typischer Oberflächenfarben ist, wie Walter wiederholt betont, an das Vorhandensein eines stark absorbierenden, d. h. auch im durchfallenden Lichte intensiv gefärbten Pigmentes geknüpft. Dennoch gibt es eine Menge Beispiele, wo Chitingebilde im durchfallenden Licht untersucht, kaum eine Färbung erkennen lassen und dessenungeachtet auf dunklem Grunde im auffallenden Licht die intensivsten Schillerfarben darbieten; ich erinnere an die Außenlage der eben geschlüpften Cetonien, von denen früher die Rede war, oder an die pigmentlosen Saphirinen. In solchen Fällen scheint mir die Annahme von Interferenzfarben nach dem Prinzip der dünnen Blätt-

chen die einzig mögliche zu sein. Wenn Walter (l. c.) darauf hinweist, daß unter den Schillerfarben der Insekten niemals rosa Farbentöne beobachtet werden, während diese bei den Farben dünner Blättchen gerade bevorzugt sind, da erscheint dies nicht zutreffend, und ich möchte gerade wieder Präparate von jungen Cetonien erwähnen, bei welchen solche Farben (und Grün) ganz regelmäßig auftreten.

Bei der großen Aehnlichkeit im physikalischen Verhalten der Oberflächenfarben (Reflexionsfarben), und der Farben dünner Blättchen erscheint es um so wichtiger, etwaige charakteristische Unterschiede anzugeben. Walter hat in einem besonderen Abschnitt seines verdienstlichen Buches die Unterscheidungsmerkmale der Oberflächenfarben erörtert, und es mögen einige besonders wichtige Punkte hier hervorgehoben sein. Tatsächlich sind sowohl die Oberflächenfarben, wie die Farben dünner Blättchen „Reflexionsfarben", wenn auch beide in ganz verschiedener Weise zustande kommen. Beide zeigen daher auch „jenen eigentümlichen Glanz, wie er nur dem regelmäßig reflektierten Lichte anhaftet .... auch ist die Schönheit der Farben dünner Blättchen unter geeigneten Umständen eine ähnliche wie die, welche wir bei den Schillerfarben gewöhnt sind, wenngleich auch die bekannten Vorrichtungen, an welchen die ersteren auftraten, nämlich die Seifenblasen und das Newtonsche Ringsystem, dieselben nicht gerade in ihrem vorteilhaftesten Lichte erscheinen lassen" (Walter).

Als Unterschiede zwischen den Farben dünner Blättchen und den Schillerfarben macht Walter zunächst auf den Umstand aufmerksam, daß die ersteren mit der Polarisationsart des angewandten Lichtes nur ihre Stärke, niemals aber ihren Farbenton ändern, während bei den letzteren stets beides der Fall ist. Ferner müssen jene bei Anwendung von senkrecht zur Einfallsebene polarisiertem Licht bei einem bestimmten Einfallswinkel (dem Polarisationswinkel der Grenzschicht des dünnen Blättchens), vollständig verschwinden, um dann bei noch größeren Einfallswinkeln wieder sehr deutlich hervorzutreten, während die Oberflächenfarben für solches Licht meist gerade im Gebiete des Polarisationswinkels die tiefste Sättigung ihres Farbentons aufweisen, um dann bei noch größeren Einfallswineln sehr schnell zu verblassen. Für das Fuchsin liegen z. B. die Polarisationswinkel für das letzte Blau und das Violett sämtlich zwischen 30 und 50°, diejenigen für das Rot zwischen 60 und 70°, und es wird demnach für die ersteren Einfallswinkel das blaue und violette und für die letzteren das rote senkrecht zur Einfallsebene polarisierte Licht so gut wie gar nicht reflektiert. Daher ändert denn auch das Fuchsin seine gelbgrüne Luftoberflächenfarbe bei Anwendung von s. p. Licht bis zu etwa 50° Einfallswinkel hin nur wenig, von da ab aber mit weiter wachsendem Einfallswinkel sehr beträchtlich, indem sie zuerst grün, dann blaugrün und bei etwa 70° rein blau wird, um bei noch größeren Einfallswinkeln schnell in ein helles Violett und schließlich von 85° an in vollständiges Weiß überzugehen. Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei parallel zur Einfallsebene polarisiertem (p. p.) Licht. Läßt man solches schräg auf einen Körper mit Oberflächenfarbe fallen, oder betrachtet man ihn — was auf dasselbe hinauskommt — schräg durch einen Polarisationsapparat, der nur solches (p. p.) Licht durchläßt, so wird

mit wachsendem Einfallswinkel seine Oberflächenfarbe immer blasser, um bei 90° vollständig zu verschwinden (WALTER).

„Wenn man diese Farbenerscheinungen einfach am gewöhnlichen Tageslicht beobachten will, so bedient man sich dazu entweder eines NICOLschen Prismas, welches man vor dem Auge herumdreht und welches dann in zwei bestimmten aufeinander senkrechten Stellungen seiner Polarisationsebene, bzw. den p. p. und den s. p. Ton der Oberflächenfarbe ergibt, oder auch des sogenannten Dichroskops von HEIDINGER, welches vor der ersteren Beobachtungsart den Vorzug bietet, daß es jene beiden Farbentöne nebeneinander zeigt" (WALTER l. c. p. 54).

Prüft man in dieser Weise Käfer mit recht ausgeprägten Schillerfarben, wie etwa Sternocera, welche bei geradem Aufblick rot oder gelbrot, bei schrägem Lichteinfall dagegen grün oder blau (bis violett) erscheinen, so ist es leicht festzustellen, daß der gleiche Farbenwandel, wie im gewöhnlichen Lichte, nur in noch gesättigteren Tönen auch bei Anwendung s. p. Lichtes sich abspielt, während im p. p. Licht ein Unterschied gegenüber der Untersuchung im gewöhnlichen Lichte überhaupt nicht hervortritt. Die größere Sättigung im ersteren Falle beruht aber einfach auf der Auslöschung des an der spiegelnden Oberfläche reflektierten (polarisierten) weißen Lichtes (des farblosen Glanzes). Beim Vergleich mit einer dünnen trockenen Fuchsinschicht tritt demnach unter den erwähnten Umständen eine so große Differenz hervor, daß von einer Uebereinstimmung der Ursachen der Farbenerscheinungen in beiden Fällen wohl kaum die Rede sein kann.

Die am meisten charakteristische und auffallende Eigentümlichkeit der Schillerfarben ist, wie schon erwähnt, der rasche und oft ganz erstaunliche Wechsel des Tones mit dem Einfallswinkel des Lichtes. Ein Vergleich der Oberflächenfarben mit den Farben dünner Blättchen in dieser Hinsicht zeigt sofort, daß das „Schillern" bei jenen sehr viel weniger ausgeprägt ist, als bei diesen. Die Farbenverschiebungen, welche die Oberflächenfarben mit zunehmenden Werten des Einfallswinkels erfahren, erstrecken sich in der Regel nur über einen oder höchstens zwei benachbarte Farbentöne des Spektrums (stets in der Richtung von größeren zu kleineren Wellenlängen). Ganz wesentlich anders liegen die Dinge bei den dünnen Blättchen. Man muß hier von vornherein 2 Fälle unterscheiden, je nachdem das Blättchen aus einer zwischen zwei festen Stoffen befindlichen dünnen Luftschicht besteht oder ein wirkliches dünnes Blatt aus einer festen oder flüssigen, stärker brechenden Substanz ist. Im ersteren Falle ändert sich die Farbe der dünnen Schicht ganz erheblich viel stärker mit dem Einfallswinkel, als im letzteren. Es liegt dies darin begründet, „daß bei einer Luftschicht der Winkel, welchen der Strahl in ihr mit der Normalen ihrer Endflächen bildet, gleich dem Einfallswinkel draußen ist und mithin zugleich mit diesem zwischen 0 und 90° variiert (Handwörterb. d. Naturwissensch., Jena, G. Fischer, Bd. 3, 1913, p. 848, Fig. 3), während bei einem wirklichen dünnen Blättchen der innere Einfallswinkel gewöhnlich viel kleiner ist als der äußere, so daß, wenn der Brechungsexponent des Blättchens z. B. 1,6 ist, selbst bei 90° äußerem Einfallswinkel der innere doch nur eine Größe von ungefähr 40° erreicht (Fig. 4, l. c.).

Die Folge hiervon ist aber offenbar, daß im letzteren Falle die Farbe zwischen 0 und 90° äußerem Einfallswinkel ungefähr nur diejenige Veränderlichkeit zeigt, welche sich im ersteren Falle zwischen 0 und 40° darbietet, also in dem einen Falle viel geringfügiger werden muß, als in dem anderen." (Walter.) Handelt es sich also in einem gegebenen Falle um Farbenerzeugung durch dünne Luftschichten, so wird eine Verwechslung mit Oberflächenfarben schon wegen des unvergleichlich schneller eintretenden Tonwechsels bei Aenderung des Einfallswinkels ausgeschlossen sein. Viel eher wäre das schon möglich, wenn das oder die optisch wirksamen dünnen Blättchen aus einer stärker brechenden Substanz bestehen; der Sinn der Farbenänderung mit wechselndem Einfallswinkel bleibt dann zwar derselbe, die Größe der Verschiebung aber wird dann viel kleiner und kommt mithin derjenigen bei Oberflächenfarben näher. Am meisten wird dies bei den dünneren Blättchen der Fall sein, bei denen gerade wie bei dünnen Luftschichten der Farbenwechsel kleiner ist, als bei dickeren. Tatsächlich zeigt sich denn auch, wie Walter bemerkt, daß z. B. eine dünne Schicht aus einer Substanz mit dem Brechungsexponenten 1,6, deren Dicke gerade so groß ist, daß sie bei senkrechtem Auffall des Lichtes das Blau der II. Ordnung zeigt, ihre Farbe zwischen 0 und 90° äußerem Einfallswinkel nur um einen Farbenton im Ringsystem, nämlich vom Blau bis zum dunklen Purpur hin ändert, ein Farbenwechsel, wie er auch bei Schillerstoffen häufig beobachtet wird. Wenn aber die Dicke jenes Blättchens um so viel größer angenommen wird, daß dasselbe bei senkrechtem Auffall etwa das Blau des nächsthöheren Ringes zeigt, so muß die Interferenzfarbe sich unter denselben Umständen schon durch die vier Farben Blau, Purpur, Rot und Gelb bewegen und demnach eine Veränderlichkeit zeigen, wie sie bei Oberflächenfarben nicht mehr vorkommt. Gerade dieses ist nun aber bei den typischen Schillerfarben schuppenloser Käfer fast immer der Fall, und man braucht nur eine *Sternocera* unter Alkohol zu betrachten, um sich von der Raschheit und Pracht dieses Farbenwechsels eine Vorstellung zu verschaffen. Wenn es demnach wohl als ausgeschlossen gelten darf, in solchen Fällen Schillerstoffe zur Erklärung heranzuziehen, so bliebe doch die wichtige und interessante Frage zu entscheiden, ob nun dünne Luftschichten oder dünne Chitinlagen als optisch wirksam anzusehen sind. Dies gelingt nun wider Erwarten sehr schwer. Rein theoretisch läßt sich sagen, daß, wenn es sich um dünne Luftschichten handelt, die Ausfüllung derselben mit Flüssigkeit zu einer beträchtlichen Aenderung des Farbentones führen müßte, während feste dünne Blättchen beim Eintauchen nur die Stärke, nicht aber den Ton der Interferenzfarbe ändern. Wir werden später bei Besprechung der Schuppenfarben noch ausführlicher auf diesen Punkt zurückkommen. Hier sei nur erwähnt, daß es bei schuppenlosen Käfern seltene Ausnahme ist, wenn sich durch Imbibition mit einer Flüssigkeit die Farbe ändert. Ein solcher Fall liegt vor bei *Lytta vesicatoria* (spanische Fliege), deren schön metallglänzende grüne Flügeldecken bronzefarbig werden, wenn man sie längere Zeit in Alkohol aufbewahrt, um beim Trocknen wieder ihr ursprüngliches Grün anzunehmen.

Ein zweites Beispiel bietet *Anoplognathus aureus*, dessen messingfarbige Flügeldecken ihren außerordentlichen Glanz einer dünnen Luftschicht verdanken, die schon durch Mazeration in verdünnter HNO_3

zum Verschwinden gebracht werden kann. In der großen Mehrzahl der Fälle aber erweist sich die Schillerfarbe auch beim Kochen in Kali- oder Natronlauge als völlig unzerstörbar (*Sternocera* u. a.). Es ist klar, daß dieser Umstand an und für sich nichts gegen das Vorhandensein dünner Luftschichten in der Außenlage beweist, da dieselben ja, eingeschlossen zwischen äußerst widerstandsfähigen, der Imbibition fast unzugänglichen Chitinlagen, genügend geschützt sind. Es wird Aufgabe weiterer Untersuchungen sein, hierüber Klarheit zu schaffen. Die Tatsache, daß in manchen Fällen (Cetonien) auch ganz dünne, durch lange Mazeration gewonnene Schichten der Außenlage lebhafte Schillerfarben zeigen, spricht allerdings mehr zugunsten der Annahme fester dünner Blättchen.

Ungeachtet der großen Uebereinstimmung, welche die metallischen Schillerfarben der schuppenlosen Käfer zeigen, bestehen doch tiefgreifende Unterschiede hinsichtlich der Natur des reflektierten Lichtes in den einzelnen Fällen. Die nächstliegende Frage ist offenbar die, ob und in welchem Sinne das von den farbig glänzenden Flächen zurückgeworfene Licht polarisiert ist. Betrachtet man ein Deckgläschen auf dunklem Untergrunde oder eine polierte Tischplatte bei schrägem Lichteinfalle durch ein NICOLsches Prisma, so bemerkt man leicht, daß bei einer gewissen Lage des Hauptschnittes der Glanz (das reflektierte Licht) ausgelöscht wird, daß also mit anderen Worten das zurückgeworfene Licht, mit dem Analyseur untersucht, ein Intensitätsmaximum und bei einer gewissen Stellung desselben die Intensität = 0 zeigt. Es handelt sich demgemäß um linear polarisiertes Licht. Untersucht man in gleicher Weise verschiedene metallisch glänzende Käfer, so läßt sich zwar auch hier in der Regel ein Intensitätsmaximum erkennen, allein bei keiner Stellung des Analyseurs wird die Intensität gleich Null, ja es sind die Schwankungen der Lichtstärke im allgemeinen sogar sehr geringfügig. Auf alle Fälle wirkt also eine derartige reflektierende Oberfläche nicht wie ein gewöhnlicher Spiegel aus Glas oder Firnis. Eine Ausnahme bildet nur Licht, welches unter einem sehr schrägen Einfallswinkel reflektiert wird und dann den farblosen Glanz der Oberfläche bedingt. Hält man beispielsweise die Flügeldecke einer *Sternocera* etwa in Augenhöhe gegen das Fenster und blickt durch einen Nicol auf die glänzend grüne Fläche, so verschwindet bei einer gewissen Stellung des Prismas der Glanz, während das Grün nur um so deutlicher, jedoch matt hervortritt. Aber auch die Farbe läßt sich durch Drehung des Analyseurs vollkommen auslöschen, wenn man die steil abfallenden Seitenflächen des Brustschildes oder der Flügeldecken desselben Käfers betrachtet. Taucht man eine Flügeldecke ganz unter Alkohol und betrachtet sie etwas schräg von oben durch eine Lupe, so erscheinen, wie früher beschrieben wurde, die abschüssigen Ränder prachtvoll violett, woran sich nach oben hin Blau, Grün, Gelb und Rot anschließen. Durch ein NICOLsches Prisma gesehen, verschwindet nun bei einer gewissen Lage des Hauptschnittes immer nur das dem schrägsten Lichteinfall entsprechende Violett und Blau, während die anderen Farben nur eine geringfügige Aenderung ihrer Intensität erkennen lassen, die, wie mir scheint, immer hauptsächlich auf das Schwinden des farblosen Glanzes zurückzubeziehen ist. Ganz ähnliche Erscheinungen lassen sich nun auch an vielen

anderen Käfern mit ausgesprochenen Metallfarben beobachten, wie z. B. bei *Lytta*, *Smaragdistes* oder irgendeinem metallisch glänzenden Carabiden.

Eine höchst bemerkenswerte Ausnahme von dieser Regel bilden nun aber gewisse andere, ebenfalls durch prächtigen Metallglanz ausgezeichnete, sonst aber weder durch den histologischen Bau der Emailschicht noch durch die Farben selbst besonders charakterisierte Käfer, vor allem die metallfarbigen *Cetonia*-Arten, sowie die ihnen nächstverwandte *Potosia Preyeri*, ferner *Popilia cupricollis* und verschiedene *Anoplognathus*-Arten. Es dürfte kaum zu bezweifeln sein, daß außer den eben genannten auch noch andere Käfer das gleiche Verhalten darbieten. Die Durchmusterung einer größeren Sammlung wird hierüber sehr schnell Aufschluß geben.

Betrachtet man eine Flügeldecke von *Potosia Preyeri* durch ein Nicolsches Prisma, so läßt sich sehr deutlich erkennen, daß bei einer gewissen Stellung des Analysators das glänzende Messinggelb ein Intensitätsmaximum zeigt, während bei Drehung des Prismas um 90° ein Minimum der Helligkeit sich bemerkbar macht. Bei keiner Lage aber wird die Intensität des reflektierten farbigen Lichtes gleich Null. Schaltet man nun zwischen Objekt und Analyseur ein $\frac{\lambda}{4}$ Glimmerplättchen mit einer Hauptschwingungsrichtung parallel der Maximumstellung des Analyseur-Hauptschnittes ein, so gibt es eine Analyseurstellung, bei welcher das reflektierte farbige Licht vollkommen erlischt und die Flügeldecke einfach glänzend schwarz erscheint, wie aus schwarzem Lack gebildet. Bekanntlich liefert ein solches Glimmerplättchen zirkular polarisiertes Licht und kann verwendet werden, um vollkommen oder teilweise elliptisch polarisiertes Licht zu erkennen (vgl. Müller-Pouillets Lehrb. d. Physik, 8. Aufl., bearb. von Pfaundler, 1878, p. 616 u. 621).

Es würde hiernach zu folgern sein, daß das farbige von der Oberfläche von *Potosia* reflektierte Licht vollkommen elliptisch polarisiert ist.

Es wurde oben erwähnt, daß es durch anhaltende Mazeration in HNO_3 gelingt, die Emailschicht von *Potosia* in Form ganz dünner, durchsichtiger, aber in den lebhaftesten Metallfarben schillernder Häutchen zu gewinnen, die außerdem noch eine bräunlichgelbe Eigenfarbe (Pigment) besitzen. Solche Emailblättchen eignen sich infolge ihres überaus lebhaften Farbenspieles ganz besonders gut zu den in Rede stehenden Versuchen. Nicht minder gilt dies von jenen zarten, an sich fast ganz pigment- und daher farblosen Emailpräparaten, welche man von jungen, eben ausgeschlüpften Cetonien so bequem erhält. In beiden Fällen erlischt der Farbenglanz vollkommen, wenn man ein $\frac{\lambda}{4}$ Glimmerplättchen mit einem Nicolschen Prisma kombiniert und in der angegebenen Weise beobachtet.

Das geschilderte Verhalten würde nun nicht so verwunderlich sein, wenn es sich um eine allgemeine, allen metallisch glänzenden, schillernden Käfern zukommende Eigenschaft der reflektierten Strahlen handelte. Dies ist nun aber tatsächlich nicht der Fall, und selbst

dort, wo die denkbar größte Uebereinstimmung in Farbe, Glanz und Oberflächenbeschaffenheit des Chitinskelettes besteht, erweisen sich die optischen Eigenschaften des reflektierten Lichtes als gänzlich verschieden. Als besonders interessantes Beispiel führe ich *Popilia cupricollis* einerseits und *Lamprina Latreillei* andererseits an.

Legt man beide Käfer nebeneinander in ein Schälchen mit Alkohol, so erscheint der prachtvolle metallische Schiller wenigstens am Brustschild in beiden Fällen fast völlig gleich, und doch wird er nur bei *Popilia,* nicht aber bei *Lamprina* ausgelöscht, wenn man in der angegebenen Weise untersucht. Von allen in der vorliegenden Abhandlung besprochenen Käfern habe ich außer bei den schon genannten nur noch bei *Anoplognathus aureus* einen gleichen Polarisationszustand des reflektierten Lichtes gefunden und daher Verlöschen des farbigen Glanzes bei Einschaltung eines Nicol und eines $\frac{\lambda}{4}$ Glimmerplättchens. Die hell-messinggelb glänzenden Flügeldecken gewinnen dann auf schwarzem Grunde ein graubraunes Aussehen. Schaltet man an Stelle des Glimmerplättchens ein Gipsplättchen Rot I. Ordnung ein, so verschwindet die Farbe natürlich bei keiner Stellung des Analyseurs, wohl aber ändert sich ihr Ton einmal mehr ins Rote, anderenfalls in Blaugrün. Dies gilt von allen jenen Käfern, bei welchen durch Einschaltung eines $\frac{\lambda}{4}$ Glimmerplättchens eine völlige Auslöschung der Farbe bewirkt werden kann, nicht aber von anderen ebenso gefärbten und schillernden Arten.

Es kann nach alledem kein Zweifel darüber bestehen, daß bezüglich der physikalischen Natur der an der Oberfläche des Chitinpanzers metallisch schillernder Käfer reflektierten Lichtes ganz auffällige Unterschiede bestehen, indem es sich in einigen Fällen anscheinend um eine fast vollkommene elliptische Polarisation handelt, während in der Regel das zurückgeworfene farbige Licht so gut wie gar nicht polarisiert ist und nur sehr schräg auffallende Strahlen, welche hauptsächlich den farblosen Glanz bedingen, bei Untersuchung mit einem Analyseur sich als polarisiert im gewöhnlichen Sinne erweisen.

Bei *Plustiotis resplenders,* einem Käfer, der mir leider nicht zugänglich war, fand Michelson (l. c.) das reflektierte Licht zirkular polarisiert. Der Anteil desselben war am größten im Blau, während im Orange des Spektrums vollständige Depolarisation eintrat; nach dem Rot hin erschien wieder Zirkularpolarisation im entgegengesetzten Sinne. Michelson ist geneigt, dieses Verhalten auf eine besondere ultra mikroskopische Struktur („screw structure“) zu beziehen, durch welche das einfallende natürliche Licht in zwei zirkular polarisierte Büschel mit verschiedenen Absorptionskoeffizienten gespalten wird. Auf alle Fälle sind weitere eingehende Untersuchungen über die Natur des von schillernden Chitinschichten reflektierten Lichtes in möglichst zahlreichen Fällen durchaus erforderlich. Unter keinen Umständen läßt sich aber aus einer etwaigen Uebereinstimmung des Polarisationszustandes des reflektierten Lichtes seitens eines Metalles

oder einer Substanz mit ausgeprägter Oberflächenfarbe (wie etwa Anilinfarben) und einer schillernden Chitinschicht auf eine gleiche Ursache der Farbengebung im Sinne der Annahme von Schillerstoffen (Pigmenten) schließen, denn gerade die Farben der Metalle zeigen, daß es sich hier um die Folge einer bestimmten Molekularstruktur handelt, während die Insektenfarben ihre Entsehung unter allen Umständen einer meist histologisch nachweisbaren Gewebsstruktur verdanken. Dies wurde schon sehr richtig von Mallock (239) hervorgehoben: „The ellipticity etc., found in the reflected beams may, although functions of the wave-length, accompany the production of colour without being necessary to it, that is, they may depend on the molecular while the colours depend on the mechanical structure.“

B. Die Schuppenfarben.

1. Käferschuppen.

Es gibt Käfer (namentlich unter den Rüsselkäfern), bei welchen metallische Schillerfarben ähnlich wie bei Schmetterlingen dadurch erzeugt werden, daß auf der Oberfläche der an sich schwarzen oder dunkelbraunen Flügeldecken dünne, durchsichtige Schüppchen in sehr verschiedener Anordnung ausgebreitet sind, welche bei günstigem Lichteinfall prächtige Interferenzfarben erzeugen.

Bei uns kommt auf Gras und Gebüschen im Juni und Juli kleine hellgrüne Rüsselkäfer häufig vor (*Phyllobius* spec.), die sich zur ersten Untersuchung vortrefflich eignen. Betrachtet man eine trockene Flügeldecke bei Lupenvergrößerung, so erscheint die ganze Oberfläche wie besäet mit lauter kleinen, goldgrün glänzenden Pünktchen, während nach Benetzung mit Alkohol keine Spur von Farbe zu erkennen ist und das ganze Objekt undurchsichtig schwarzbraun aussieht. Wendet man eine stärkere Vergrößerung an (etwa Zeiß A oder B), so bietet sich bei geeigneter Orientierung des trockenen Flügels ein außerordentlich zierliches Bild dar. Man sieht lauter kurze, annähernd senkrecht zur Längsachse des Flügels verlaufende, gelb, grün oder blaugrün glänzende Querbinden, welche, wenn das Objekt mit der Längsachse in der Richtung des einfallenden Lichtes orientiert ist, an der konvexen Oberfläche, nach Drehung um 90° dagegen nur an der der Lichtquelle zugewendeten Fläche hervortreten, an der anderen Seite aber ganz fehlen. Bei einiger Aufmerksamkeit erkennt man auch schon leicht, daß jede der strahlenden Querbinden über die Mitte eines konvex gekrümmten (muschelförmigen) Schüppchens läuft, die Lage derselben so deutlich markierend. Auch läßt sich schon bemerken, daß jedes Querband durch dunkle Linien (Rippen) in eine Folge leuchtender Striche aufgelöst wird, die parallel der Schuppenachse nebeneinander liegen. Hinsichtlich der Farbe ist zu bemerken, daß an der konvexen Oberfläche der Flügeldecke Hellgrün vorherrscht (stellenweise auch reines Gelb erscheint), während an den steil abfallenden Seitenflächen Grün, Blaugrün und Blau vorwalten. Aendert man die Richtung des Flügels (resp. des Schüppchens) zum einfallenden Lichte dadurch, daß man den Objektträger mehr und mehr hebt, so daß seine Fläche mit der des Objekttisches einen immer zunehmenden Winkel bildet, so läßt sich ohne Schwierigkeit konstatieren, daß der Farbenton der

schillernden Querbinden lediglich von der Richtung (dem Neigungswinkel) der einfallenden Lichtstrahlen abhängt und um so mehr dem Blau sich nähert, je schräger das Licht auffällt, also ganz dasselbe Phänomen, wie wir es schon bei den schuppenlosen metallglänzenden Käfern kennen lernten.

Ungleich prächtiger gestaltet sich der Anblick noch bei Benutzung des Vertikal-Illuminators mit stärkerer Vergrößerung (Zeiß D). Man sieht dann überaus deutlich, daß nur der konvexeste Teil der muschelförmig gekrümmten Schüppchen gelbgrünes Licht reflektiert. Daß aber andererseits auch die Basis oder Spitze in gleicher Farbe strahlen kann, zeigt sich an manchen Stellen, wo die Schuppen infolge mechanischer Insulte etwas aus der Lage gebracht wurden. Daß die ganze Erscheinung der leuchtenden Querbänder lediglich von dem Winkel abhängt, unter welchem das Licht einfällt, geht schließlich überzeugend aus dem Umstande hervor, daß in dem Falle, wenn man den Flügel mit der langen Achse parallel zum einfallenden Lichte (d. i. senkrecht zum Fenster) einstellt, entweder nur der basale Abschnitt oder die Spitze in gleicher Farbe (Gelbgrün) aufleuchtet, wenn man den Objektträger, auf welchem die Flügeldecke entweder mit der Spitze oder mit der Basis dem Beschauer zugewendet liegt, von der Lichtquelle her emporhebt. Man bedient sich hierbei am besten des schwachen Systemes A von Zeiß.

Die Schüppchen erscheinen nun, isoliert, auch im durchfallenden Lichte intensiv gefärbt und zwar im allgemeinen komplementär zu der Farbe im reflektierten Lichte.

Schließt man die von einer trockenen Flügeldecke abgeschabten Schüppchen ohne weiteres in Glyzerin oder Wasser ein, so erscheint die Mehrzahl derselben an der Basis und Spitze rot, während die stark konvexe Mitte von einem breiten blaugrünen Querband durchzogen wird. Drehen des Objektisches ändert nichts an dieser Farbenfolge, dagegen wohl Neigen des Präparates gegen das vom Spiegel her einfallende Licht. Dabei können vorher blaue Stellen intensiv rot werden und umgekehrt. Trotz der großen Intensität der Farben im durchgelassenen Lichte erscheinen sie doch vergleichsweise matt gegen die strahlende Helligkeit namentlich des gelbgrünen mittleren Querbandes im auffallenden Lichte. Trocken ohne Zusatzflüssigkeit untersucht, erscheint die Mehrzahl der Schüppchen ziemlich gleichmäßig rotgelb gefärbt oder nur unregelmäßig blau und gelbrot marmoriert und gefleckt. Häufig sieht man Stellen, welche auch im durchfallenden Lichte hellgelb glänzend hervortreten. Die gleichen Partien erscheinen im auffallenden Lichte strahlend grüngelb.

Ausnahmslos werden Schuppen nach **völliger** Imbibition mit irgend einer Flüssigkeit (Alkohol, Wasser, Glyzerin, Oel) farblos bzw. blaßgelblich. Man kann oft deutlich verfolgen, wie die Verdrängung der Luft zwischen den zwei Lamellen eines solchen Schüppchens zugleich auch die Farbe im durchfallenden sowohl wie im auffallenden Lichte verschwinden macht.

Es kann daher keinem Zweifel unterworfen sein, daß man es hier mit einer Strukturfarbe und zwar nach dem Prinzip dünner Blättchen zu tun hat. Während es sich aber bei den schuppenlosen Käfern anscheinend um dünne Chitinplättchen der Außenlage

handelt, ist es in diesen Falle eine dünne zwischen zwei Chitinlamellen eingeschlossene Luftschicht, welche nach Art des Newtonschen Farbenglases wirkt. Daher kommt es auch, daß solche Käfer, in Alkohol aufbewahrt, eine unscheinbare braunschwarze Farbe annehmen, um das lebhafte Grün erst dann wiederzugewinnen, wenn sich die Schüppchen beim Trocknen wieder mit Luft gefüllt haben. Daß die verhältnismäßig groben Längsrippen mit der Entstehung der Färbung der Schüppchen nichts zu tun haben, bedarf kaum der Erwähnung.

Unter den Käfern, deren Farbe durch Schüppchen verursacht wird, nimmt seit jeher der brasilianische *Entimus imperialis* eine besondere Stellung ein. G. Dimmock (60) hat in seiner Arbeit über die Käferschuppen gerade diesem Falle eine besonders eingehende Besprechung gewidmet, und wenn ich ihm auch nicht in allen Punkten beistimmen kann so muß doch hervorgehoben werden, daß es sich hier um eine gründlichere Untersuchung handelt, als sie sich sonst auf diesem noch so wenig durchforschten Gebiete finden.

Die außerordentlich stark konvexen Flügeldecken des Käfers zeigen in regelmäßigen parallelen Längsreihen angeordnete flache Grübchen, deren jedes mit einer großen Zahl kleiner, in den lebhaftesten Farben glänzender Schüppchen ausgekleidet ist. Bei Lupenvergrößerung erkennt man hier, vom dunkelschwarzen Grunde sich scharf abhebend, blaue, grüne und gelbe Pünktchen, die sich bei stärkerer Vergrößerung (Zeiß A) als Schüppchen erweisen, die bei einer gegebenen Einfallsrichtung des Lichtes teils ganz farblos erscheinen, zum Teil aber in den lebhaftesten Farben strahlen. Die Form derselben ist länglich-oval, nach außen hin schwach konvex gekrümmt. Bei Drehung des Objekttisches sieht man immer neue Schüppchen aufleuchten, während andere vorher farbige dunkel werden. Zugleich macht sich eine Erscheinung in auffälligster Weise bemerkbar, die auch Dimmock hervorhebt, nämlich die Tatsache, daß nur ausnahmsweise die ganze Fläche eines Schüppchens die gleiche Farbe reflektiert, sondern daß die Farben in äußerst wechselnder Verteilung erscheinen. „The scales have the appearance of being filled with pigments, separate colors usually in distinct compartments allotted to them.“ (Dimmock.) Die Grenzlinien verschiedener oft gerade komplementärer Farbenbezirke verlaufen entweder ganz gerade oder auch ganz unregelmäßig gezackt, wie ausgenagt. Ich lege auf den letzteren Umstand Gewicht, weil er an sich gegen die von Dimmock vertretene Meinung spricht, daß es sich um anatomisch präformierte zarte Scheidewände handelt, durch welche der Raum zwischen den beiden Lamellen eines solchen Schüppchens in völlig getrennte Abteilungen zerlegt wird. Dagegen spricht ja auch schon, daß die Richtung dieser Grenzlinien so außerordentlich wechselnd ist. Während im einen Falle die Schuppe in eine vordere und hintere Hälfte geteilt wird, verläuft die Trennungslinie anderenfalls gerade in der Mittellinie von vorn nach hinten oder schräg unter den verschiedensten Winkeln. Es kann ferner irgendwo ein geradlinig oder unregelmäßig begrenzter kleinerer oder größerer Bezirk der Schuppenfläche in einer anderen Farbe ausgespart sein usw. Auch findet man sehr oft Fälle, wo zwar auch verschiedene Farben an der Oberfläche eines und desselben Schüppchens vertreten sind, aber nicht scharf voneinander gesondert,

sondern in ganz allmählichen Uebergängen. MALLOCK (239), der in neuerer Zeit dieselben Schüppchen genauer untersuchte, gibt an, daß dieselben polygonal gefeldert erscheinen, und will dies auf eine „zellige“ Struktur beziehen. („The scale consisted of a flattened sac of transparent material containing a cellular structure in which the colour originated.“) (Vgl. Fig. 32.) Ich halte diese Ansicht für irrig und bin geneigt, solche Bilder auf Sprünge in Resten des Bildungsplasmas zu beziehen, welche hier anscheinend im Schuppenhohlraum verbleiben. Auch DIMMOCK (l. c.) spricht, wie schon erwähnt sein wird, von einer „Marksubstanz“ der Schuppen.

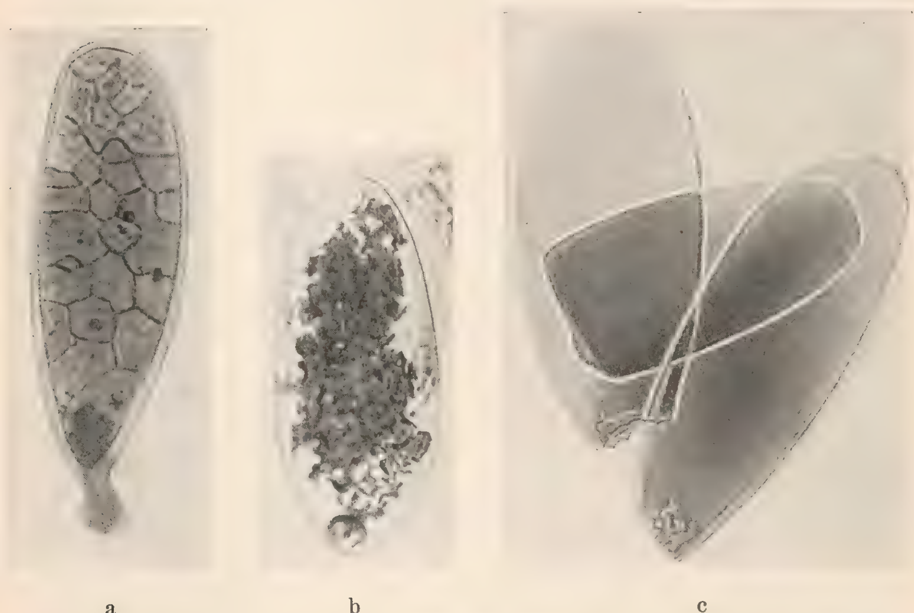


Fig. 32. a Flügelschuppe von *Entimus imperialis* mit angeblicher Zellenzeichnung. b Eine solche partiell mit Celluloïdlösung angefüllt. c Drei solche Schuppen ganz gefüllt. (Nach MALLOCK.)

Die im reflektierten Lichte am meisten vertretenen Farben sind immer Gelb, Gelbgrün, Grün, Blaugrün und Blau. Das Auftauchen und Verschwinden der Farben bei verschiedenen Schüppchen, sowie der so auffallende Wechsel an einem und demselben Individuum beim Drehen des Objekttisches beweist ohne weiteres, daß das Hervortreten einer bestimmten Reflexionsfarbe wieder vor allem vom Einfallswinkel des Lichtes abhängt. So sieht man beispielsweise bei einer bestimmten Orientierung des Objektes zum einfallenden Lichte die vorderen $^2/_3$ eines Schüppchens intensiv blau leuchten, während der Rest dunkel erscheint; dreht man dann nur wenig den Objekttisch, so leuchtet nun gerade der vorher dunkle Rest gelb auf, während das Blau verschwindet usw. Die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen ist hier eine um so größere, als die Lage der einzelnen Schüppchen, die je ein Grübchen der Oberfläche auskleiden, eine sehr ununregelmäßige ist.

Wie sich beim Drehen des Objekttisches die Farben eines in der Ebene desselben befindlichen Schüppchens im auffallenden Lichte ändern, so ist dies und zwar aus gleichen Gründen auch der Fall, wenn man den Einfallswinkel des Lichtes dadurch ändert, daß man das Objekt samt dem Objektträger allmählich immer mehr gegen die Ebene des Objekttisches neigt. (Man beobachtet mit Zeiß A, dessen Fokalabstand eine genügende Freiheit der Bewegung gestattet.)

Wie bei *Pyllobius* zeigen sich auch die Schuppen von *Entimus* im durchgehenden Lichte ebenfalls intensiv gefärbt und zwar im allgemeinen komplementär zu den Farben im auffallenden Lichte, desgleichen vernichtet auch hier Imbibition mit irgendeiner Flüssigkeit jede Spur von Färbung. Ich halte es für zweifellos, daß es sich dabei um nichts anderes handelt, als um Verdrängung von Luft aus einem inneren Hohlraum der Schuppe. Dimmock ist der Meinung, daß das Innere jedes Schüppchens von einer „Marksubstanz" erfüllt sei, in welcher sich die angewendeten Flüssigkeiten leicht imbibieren. („The interior of the scale is evidently filled with a pith-like substance into which liquids enter with equal readiness in all directions; this pith-like portion apparently has some direct influence upon the production of the coloration, for wherever it injured or has shrunk away from the basal end of a scale there is no longer coloration in that place.") Außer der „Marksubstanz" soll nach Dimmock ein System feinster Streifen (Falten) an der Innenfläche des Schuppenhohlraumes für die Färbung verantwortlich zu machen sein. Er unterscheidet eine äußere gröbere Längsstreifung („coarser striation"), die namentlich an den gestreckteren Formen der Schuppen sowie an den Härchen deutlich hervortritt, und eine zweite viel feinere Streifung („finer striation") an der Innenfläche der Schuppenmembran, deren Richtung in den einzelnen verschieden gefärbten Abteilungen je eines Schüppchens wechseln soll. („The finer striation is further unlike the coarser striation in following no definite direction on the scale, sometimes being in one direction in one portion of a scale and in another direction in another part of the same scale. In any single compartment of a scale the direction of the finer striation is approximately the same times a little curved . . . . . the finer striation is most evident in blue or purplish parts of scales, altho it exists in other parts . . . it is invisible on scales treated with liquid reagents to remove the air.")

Diese letzteren feinsten Streifen (Falten) sollen nun in Verein mit der ihre Zwischenräume ausfüllenden Marksubstanz die Farbenerscheinungen bedingen.

Ich habe die „feinere Streifung", welche übrigens Mallock (l. c.) durchaus in Abrede stellt, schon mit Zeiß D oder F in vielen Fällen ganz deutlich gesehen. Sie tritt infolge des Luftgehaltes der Schuppen immer wenig scharf hervor. Am besten sah ich sie an ganz unverletzten und infolgedessen ihre Farbe (resp. den Luftgehalt) im durchfallenden Lichte bewahrenden Schüppchen unter Glyzerin. Ohne leugnen zu wollen, daß die feinen Streifensysteme an der Innenwand der Schuppenkammer zur Entstehung von Beugungsfarben Anlaß geben könnten, muß ich auf Grund der Tatsache, daß verletzte Schuppen ausnahmslos bei Füllung mit irgendeiner Flüssigkeit farblos werden oder höchstens Spuren von Färbung bewahren, daran festhalten, daß das wesentlichste Moment für die

Entstehung der im auffallenden und durchgelassenen Lichte komplementären Farbenerscheinungen das Vorhandensein einer sehr dünnen Luftschicht zwischen der oberen und unteren Schuppenlamelle (oder vielleicht innerhalb der ersteren) ist, deren Dicke offenbar in den verschieden gefärbten Abteilungen eines und desselben Schüppchens entsprechende Unterschiede aufweist.

Daß nun aber in der Tat auch luftfreie Schuppen noch farbigen Schiller zeigen können, läßt sich auf Grund der folgenden, von mir erst später bemerkten Tatsachen gar nicht von der Hand weisen. Behandelt man eine größere Anzahl trocken abgeschabter Schüppchen zunächst mit Alkohol und setzt dann erst Glyzerin zu, so findet man alle ganz unverletzten Schuppen völlig wie normal gefärbt, während die angebrochenen (meist bricht das Stielende ab) farblos oder blaßgelblich erscheinen. Verdunkelt man nun das Gesichtsfeld, so erscheint bei geeigneter Orientierung, die man durch Drehen des Objekttisches leicht findet, die Mehrzahl der im durchgehenden Lichte farblosen Schüppchen mehr oder minder intensiv gefärbt, und zwar leuchten, wie auch sonst, die einzelnen Abteilungen in verschiedenen Farben oder es bleiben einzelne Bezirke dunkel.

Noch schöner treten dieselben Farben in gleicher Verteilung hervor, wenn man das Gesichtsfeld eines Polarisationsmikroskopes durch Kreuzung der beiden Nicols verdunkelt, aber auch dann steht die Intensität und vor allem der Glanz der Farben hinter dem zurück, was man sonst unter gleichen Umständen an unversehrten, normal lufthaltigen Schuppen beobachtet. Zwei- oder mehrfarbige Schuppen kommen außer bei *Entimus* auch noch bei anderen Käfern vor, so z. B. nach Urech bei *Eustalis*-Arten. Die eine Hälfte der Schuppenfläche kann zyanblau, die andere orange erscheinen; „betrachtet man dann die gleiche Schuppe im reflektierten Lichte, so erscheinen die Farben vertauscht, der im durchfallenden Lichte orangene Platz ist jetzt blau, und der im reflektierten Lichte jetzt orange war, im durchfallenden blau". Urech spricht hier irrtümlicherweise von Dichroismus oder Pleochroismus und erhofft von einer „gründlichen physikalischen Untersuchung dieser dichroitischen (pleochroitischen) Erscheinungen mittels des Mikrospektralpolarisators . . . . in Verbindung mit mathematischer Behandlung" eine weitere Förderung der strukturellen Erkenntnis der Schuppengebilde.

Da die Erscheinung des Dichroismus auf gewisse durchsichtige Körper mit einer natürlichen oder künstlichen Eigenfarbe beschränkt ist, den Käferschuppen aber eine solche nicht zukommt, so kann hier füglich auch nicht von Dichroismus gesprochen werden. Zudem habe ich niemals auch nur die geringste Veränderung der Farben im durchfallenden Lichte gesehen, wenn der unter dem Objekt befindliche Polarisator gedreht wurde, bekanntlich das einfachste Mittel, um Pleochroismus an mikroskopischen Objekten festzustellen.

Auch bei *Hoplia coerulea* soll nach Dimmock das schöne metallische Blau, welches kleine rundliche Schüppchen erzeugen, die als Ueberzug die an sich einfach braunen Flügeldecken bekleiden, einer besonderen Struktur der ersteren zuzuschreiben sein. Trocken untersucht, erscheinen sie im durchfallenden Lichte hell-kanariengelb,

in einzelnen Fällen teilweise rot, im auffallenden Lichte dagegen sehen die gelben Schuppen unter günstigem Einfallswinkel des Lichtes glänzend blau aus, während die rötlichen Partien grünliche Reflexe geben. Im Innern der hohlen Schüppchen läßt sich bei starker Vergrößerung eine Art feinster „Netzstruktur" erkennen, wobei die Bälkchen rötlich, die Netzmaschen gelb erscheinen. Dimmock hält die Netzbälkchen für Verdickungen der Chitinmembran der Schüppchen. Dringt Wasser ins Innere derselben ein, wie es an zufällig zerbrochenen Schuppen immer bei Befeuchtung geschieht, so wird die Luft daraus verdrängt, und zugleich schlägt die im durchfallenden Lichte gelbe Farbe in Himmelblau um, während die Schuppen im reflektierten Lichte nun dunkelgrün („dark greenish") erscheinen. In Glyzerin werden die Schuppen so stark aufgehellt, daß sie sowohl im durchfallenden wie im auffallenden Lichte farblos erscheinen. In Alkohol zeigen sie im durchgehenden Licht einen rötlichen Ton, ebenso in Chloroform. In Terpentin oder Nelkenöl verschwindet im durchfallenden Licht jede Färbung, während auf dunklem Grunde ein schwacher metallisch grüner Schiller hervortritt. Da nach dem Trocknen der mit Wasser, Alkohol oder Chloroform benetzten Schuppen die ursprüngliche Farbe immer wiederkehrt, so bezieht Dimmock alle beobachteten Farbenerscheinungen nicht auf ein Pigment, sondern auf die besondere Struktur der Schuppen und führt als weitere Stütze dieser Ansicht auch noch an, daß in trockenem Chlorgas die Färbung erhalten bleibt, während Schuppenpigmente sonst ausnahmslos zerstört werden. Das Besondere der Struktur liegt, wie ich glaube, auch hier in dem Vorhandensein einer dünnen Luftschicht zwischen den beiden Schuppenlamellen, die ihrerseits als „dünnes Plättchen" zur Erzeugung von Interferenzfarben Anlaß gibt, außerdem aber durch Totalreflexion den Glanz der Farben wesentlich steigert.

2. Schmetterlingsschuppen.

An die lufthaltigen Käferschuppen reihen sich naturgemäß die luftführenden Schmetterlingsschuppen an. Schon Leydig hat darauf hingewiesen, daß die Schuppen mancher Schmetterlinge eine Luftschicht enthalten, wodurch dieselben entweder weiß oder silberglänzend erscheinen.

Die Silberflecken der Perlmutterfalter (*Argynnis*) entstehen ihm zufolge „durch Interferenz des Lichtes und Pneumatizität der Schüppchen. Letztere, bei starker Vergrößerung betrachtet, lassen feine Löchelchen erkennen, die je zu beiden Seiten reihenweise nach der Länge eines scheinbaren hellen Wulstes angeordnet sind. Die Löchelchen erstrecken sich auch über den Längswulst hinüber und bedingen die Querstrichelung der Schuppe. Diese Löchelchen oder Kanälchen sind lufthaltig. Wird die Schuppe mit Wasser befeuchtet, so wird die Luft herausgetrieben und sammelt sich zu Säulen oder in flächiger Ausbreitung auf den Schuppen. Ist daher in der Schuppe wirkliches Pigment, ein körniges braunes oder schwarzes ausgeschlossen, so ruft die Luft in den Kanälen oder Poren den Silber- oder Perlmutterglanz in gleicher Weise hervor, wie der Luftgehalt in den Tracheen bekanntlich den Silberglanz bedingt". (Leydig.)

Ich kann Leydigs Schilderung der feineren Struktur der luftführenden weißen perlmutterglänzenden Schuppen nicht ganz bei-

stimmen, wenigstens nicht für *Argynnis Lathonia*, die ich genauer zu untersuchen Gelegenheit hatte. Betrachtet man derartige Schuppen im trockenen Zustande bei durchfallendem Lichte, so erscheinen sie sehr schwach gelblich und wenig durchsichtig. Hier und da findet man einzelne Schuppen, die nur teilweise noch von Luft erfüllt sind, dann erscheinen die luftfreien Teile farblos, glasartig durchsichtig. Bei einer gewissen Einstellung sieht man zwischen den dunkelglänzenden, stark lichtbrechenden parallelen Längsrippen reihenweise geordnet kleine fast schwarze Pünktchen, welche glänzend hell werden, wenn man den Tubus etwas senkt, und dann in der Tat täuschend den Eindruck hervorbringen, als handle es sich um kleine Löcher in der Schuppenmembran. Ich habe mich sicher überzeugt, daß die Luft einerseits in den hohle Röhren oder Kanäle darstellenden Rippen der oberen (äußeren) Schuppenlamelle, andererseits aber in dem dünnen flachen Hohlraum zwischen beiden Lamellen enthalten ist. Ersterenfalls handelt es sich daher um feine parallel nebeneinander liegende Luftzylinder, anderenfalls um eine dünne kontinuierliche Luftlamelle. Gewisse Bilder bei partieller Verdrängung der Luft glaube ich kaum anders deuten zu können. Läßt man nun zu einem solchen Präparat Alkohol zufließen (man muß in solchen Fällen stets Alkohol und nicht Wasser verwenden, weil dieses die Chitingebilde schlecht benetzt und nicht rasch eindringt), so werden die Perlmutterschuppen momentan absolut farblos und durchsichtig wie Glas. Jene dunklen Pünktchen treten dafür aber nur um so deutlicher hervor und verraten untrüglich ihre Natur als Pigmentkörnchen. Nahe der Schuppenwurzel sind sie merklich größer und etwas dichter gedrängt als auf der Fläche der Schüppchen. Bei tiefer Einstellung schwarzbraun, werden sie bei Heben des Tubus hellglänzend. Körnchen von genau derselben Beschaffenheit, nur sehr viel zahlreicher, finden sich auch in den unter gleichen Umständen ziemlich intensiv gelb gefärbten Pigmentschuppen, welche zwischen den Perlmutterflecken liegen. Oeffnet man die Irisblende über dem ABBEschen Kondensor immer mehr, so bleiben (an so aufgestellten Perlmutterschuppen) wie bei einem gut gefärbten Bakterienpräparat schließlich nur die Pigmentkörnchen als dunkle Pünktchen sichtbar.

Es kann daher gar nicht die Rede davon sein, daß es sich, wie LEYDIG meinte, um „Löchelchen“ und lufthaltige Porenkanälchen handelt. Letztere sind allerdings vorhanden, aber in ganz anderer Anordnung als parallel verlaufende hohle, an der Oberfläche der Schuppe vorspringende Röhrchen (Längsrippen).

Was nun das Aussehen dieser Schuppen im auffallenden Lichte anlangt, so erscheinen sie bei gewöhnlichem Tageslicht, mit Zeiß A oder B untersucht, im trockenen Zustand weißlich, an manchen Stellen oft von heller glänzenden breiten Streifen wie von Schlieren durchzogen, die dann auch unter dem Mikroskop bisweilen Perlmutterschiller zeigen. Wie bei fast allen schillernden Schmetterlingsschuppen, so ist auch hier für starke Lichtreflexion die Orientierung der Schuppe in bezug auf die Einfallsrichtung des Lichtes von wesentlicher Bedeutung. Sowohl bei Beobachtung mit bloßem Auge wie unter dem Mikroskop ist der Silberglanz am stärksten, wenn die Schuppenachse dem Fenster parallel verläuft, dagegen verschwindet er fast gänzlich, wenn man das Präparat in der Ebene des Objekttisches um 90° dreht. Eine sehr

bedeutende Steigerung der Intensität des Phänomens erzielt man dadurch, daß man den Objektträger samt dem darauf liegenden Flügelstück von der Seite des Beschauers her gegen das Fenster hebt. Farbiger Perlmutterglanz tritt dann an fast allen Schuppen auf, welche zugleich hell silberfarbig aufleuchten.

Ganz außerordentlich viel lebhafter ist noch der Silberglanz der die Unterseite namentlich ,der Hinterflügel zierenden Flecken bei *Dione Moneta* aus Columbien. Isoliert, erscheinen die länglichen dicht gerippten Schuppen trocken, im auffallenden mit Licht Zeiß A untersucht, hell weiß mit prachtvollem farbigen Perlmutterglanz. Bei einer und derselben Lage (Schuppenachse parallel dem Fenster) sind fast alle Farben vom Rot bis Blau in zartester Verteilung auf der Schuppenfläche vertreten. Dreht man den Objekttisch um 90°, so verdunkelt sich alles vollkommen. Im durchgehenden Lichte zeigen die Schuppen einen gelblichen Farbenton, werden aber auf Zusatz von Alkohol vollkommen farblos und glashell. Von Pigmentkörnchen ist in diesem Falle nichts zu bemerken, doch zeigen auch die imbibierten Schuppen bei geeigneter Orientierung zur Lichtquelle noch einen deutlichen bläulichweißen Schimmer.

Viel seltener als Silberglanz findet sich bei Schmetterlingsschuppen wirklicher Goldglanz vertreten. Abgesehen von einigen Motten ist die Erscheinung am schönsten zu beobachten bei *Plusia chrysitis*, einer Noctuide aus Anasia. Hier erscheint eine breite Binde am Außenrande der Vorderflügel in typischer Goldfarbe und mit dem entsprechenden Glanze. Nur wenn man gerade senkrecht von oben darauf blickt, verschwindet der Glanz, um bei schrägem Lichteinfall in jeder Lage des Flügels hervorzutreten. Die betreffenden Schuppen, trocken untersucht, zeigen im durchfallenden Lichte keine irgend ausgeprägte Farbe. Ich möchte sie am ehesten als bläulichgrau bezeichnen. Im auffallenden Lichte (Zeiß A) dagegen treten bei richtiger Orientierung (Schuppenachse parallel dem Fenster) hellgelbe Längsstreifen und Bänder an allen den Stellen einer Schuppe hervor, welche für die Totalreflexion von seiten der eingeschlossenen Luft unter günstigem Winkel liegen. Beim Drehen des Objekttisches um 90° verschwinden in der Regel alle Reflexe, um bei abermaliger gleich großer Drehung in derselben Richtung an der anderen Schuppenhälfte oder an anderen Schuppenstellen wieder aufzutauchen. Die Ursache für dieses Verhalten liegt offenbar in der besonderen Form der Schuppen. Zunächst ist jede Schuppe im ganzen stark hohlziegelartig um ihre Längsachse gekrümmt und außerdem nach Art von Wellblech gefaltet, so daß der Querschnitt etwa die beistehende Form zeigt.

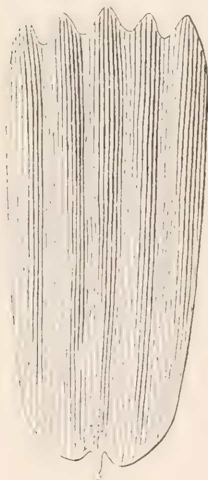


Fig. 33. Eine Schuppe von *Plusia chrysitis*.

Außerdem ist jede Schuppe von parallelen Rippen durchzogen, welche nun bei Betrachtung von oben her bei einer gewissen Einstellung nicht alle gleich deutlich gesehen werden können, da sie eben gruppenweise in verschiedenen Ebenen liegen (Fig. 33).

Nach Zusatz von Alkohol erscheinen die Schuppen viel durchsichtiger und diffus blaßgelb gefärbt. Dieser Farbenton rührt nicht her von irgendwelchem körnigen Pigment, sondern kommt der Schuppensubstanz selbst zu und bewirkt im Verein mit der eingeschlossenen, das Licht unter günstigen Umständen total reflektierenden Luftschicht den schönen Goldglanz.

Bei einer unserem Dukatenfalter nächstverwandten Art aus Anasia, *Polyommatus Ochimus,* dessen Flügel das gleiche schöne Goldrot darbieten, sind die Schuppen ganz ähnlich gebaut, und liegt der wesentlichste Unterschied nur in dem gesättigteren gelben Farbenton (kanariengelb), welcher namentlich nach dem Benetzen mit Alkohol sehr schön hervortritt und ebenfalls einer diffusen Färbung (Pigmentierung) der Chitinlamellen zuzuschreiben ist. Im trockenen Zustande erscheinen die Schuppen dunkler gelb (mehr ockerfarbig) als nach Benetzung.

Eine sehr wesentliche Rolle spielt der Luftgehalt der Schuppen auch bei den blauen Lycäniden (Bläulingen).

Lycaena Bellargus. Orientiert man einen Flügel dieses hübschen einheimischen Bläulings auf einer dunklen Unterlage in der Nähe eines Fensters so, daß die Flügelwurzel nach dem letzteren hin gewendet liegt, so erscheint beim Aufblick gerade von oben her die Farbe schön himmelblau. Blickt man dagegen von der Zimmerseite her schräg auf die Fläche des Objektes, so nimmt das helle reine Blau mehr und mehr einen Stich ins Rötliche an und geht schließlich in Violett über. Umgekehrt ändert der Farbenton des Blau ins Grünliche, wenn man den Kopf aus der senkrechten Lage über dem Objekt nach der Lichtquelle (dem Fenster zu) bewegt. Die Farbe schwindet bei schrägem Aufblick von der Flügelspitze her fast völlig und macht einem schmutzigen Grau Platz. Wird der Flügel so orientiert, daß seine Längsachse (Verbindungslinie zwischen Wurzel und Mitte des Außenrandes) parallel zum Fenster verläuft, so sind die Farbenerscheinungen ähnlich wie im ersterwähnten Falle, nur ist die blaue Farbe nicht so strahlend hell. Die farbegebenden Schuppen liegen, wie auch die oben besprochenen Perlmutterschuppen über einem tief dunklen Grunde, welcher durch stark braun (schwarz) pigmentierte Schuppen erzeugt wird. Sowohl die „Farbenschuppen“ wie die „Grundschuppen“ sind in regelmäßigen Parallelreihen geordnet und zwar so, daß die Wurzel der Schüppchen der Flügelwurzel zugewendet ist. Bei Anwendung einer stärkeren Vergrößerung (Zeiß D) kann man im durchfallenden Lichte leicht feststellen, daß sowohl die dunkelbraunen Grundschuppen wie auch die dann hellgelb erscheinenden Farbenschuppen nicht horizontal flach aufliegen, sondern mit der Flügelebene einen beträchtlichen Winkel bilden und zwar derart, daß die Schuppenwurzeln tiefer, die freien Ränder aber höher liegen. Infolgedessen fällt die Schuppenebene, wenn die Flügelwurzel vom Beobachter abgekehrt ist, schräg dachförmig nach dem Fenster zu ab. Die Farbenerscheinungen sind danach leicht begreiflich. Die Schuppen leuchten nämlich unter diesen Umständen bei Anschluß allen durchfallenden Lichtes prachtvoll himmelblau, erscheinen dagegen fast farblos (blaugrau), wenn die Flügelwurzel dem Beschauer zugewendet liegt und die Schuppenebenen daher nach dieser Seite hin abfallen. In allen Zwischenlagen schimmern die Schüppchen mehr oder weniger blau.

Man erkennt schon bei schwacher Vergrößerung, daß das Blau nicht gleichmäßig über die Fläche der Schuppen verbreitet ist, sondern es gewähren dieselben ein Aussehen als wären sie mit einem lebhaft blau glänzenden Staub bedeckt. Zahllose dicht gelagerte Pünktchen oder Streifchen überdecken die Fläche jeder Schuppe. Wir werden später die Erklärung dieses Phänomens kennen lernen. Eine gewisse Enttäuschung bietet die Untersuchung mit dem Vertikalilluminator (Zeiß D). Die Schüppchen erscheinen dann wie übersät mit blaugrün glänzenden Flitterchen, die zwischen den parallelen Rippen in regelmäßigen Reihen geordnet sind. Doch ist die ganze Erscheinung nicht annähernd so farbenprächtig, wie bei schwacher Vergrößerung und Beleuchtung mit schräg auffallendem vom Fenster kommenden Licht. Isolierte Schuppen erscheinen im durchfallenden Lichte gelbbräunlich, im auffallenden (Zeiß A) zeigen sie einen prachtvoll blauen Schiller und zwar in ganz ähnlicher breitstreifiger Verteilung, wie jene silber- und goldglänzenden Schuppen. Ist ihre Längsachse parallel zum Fenster gerichtet (also senkrecht zur Richtung der einfallenden Strahlen), so bemerkt man den blauen Schiller im Mikroskopbilde, hauptsächlich an der dem Beobachter zugekehrten Schuppenhälfte, d. h. also in Wirklichkeit an der dem Fenster zugewendeten Seite. Niemals erscheint unter diesen Umständen die ganze Schuppenfläche blauglänzend, wie es bei gewisser Lage des Flügels an den in situ befindlichen Schuppen immer der Fall ist. Dreht man aus der erwähnten günstigsten Lage den Objekttisch um 90°, so bleiben die Schuppen, auch wenn ihre Wurzel dem Fenster zugewendet ist, ganz dunkel. Der Umstand, daß der farbige Schiller der isolierten Schuppen immer vorwiegend auf der der Lichtquelle zugekehrten Hälfte bemerkbar wird, weist schon darauf hin, daß die Schuppen nach Art gekrümmter Dachziegel (Hohlziegel) um die lange Achse gebogen sind, wie es tatsächlich der Fall ist. Die Erscheinung erklärt sich daher in ganz gleicher Weise wie das helle Aufleuchten der in situ befindlichen Schuppen bei einer bestimmten Orientierung, aus dem schrägen Lichteinfalle.

Läßt man vom Rande des Deckglases her Alkohol zufließen, so ändert sich der Farbenton des Schillers sofort in Grün und auch im durchfallenden Lichte zeigen die nun außerordentlich durchsichtigen, fast farblosen Schuppen einen unverkennbaren blaß-rosenfarbigen Ton.

Mit dem Verhalten der isolierten Schuppen unter Alkohol steht es in Uebereinstimmung, daß auch ein ganzer Flügel in Alkohol unter denselben Bedingungen, wo er vorher (trocken) blau schillerte, nun grün erglänzt, wiewohl nicht annähernd so lebhaft. Ersetzt man später den Alkohol durch Wasser oder Glyzerin, so ändert sich nichts an der Erscheinung. Immer kann man sich leicht davon überzeugen, daß der Farbenton des Schillers an einem ganz imbibierten und daher luftfreien Flügel, wie bei Käfern, mit dem Neigungswinkel der einfallenden Strahlen sich ändert und zwar in ganz demselben Sinne von Grün durch Blau zu Violett. Man braucht zu dem Behufe den stets untergetauchten Flügel nur mehr oder weniger gegen das vom Fenster her einfallende Licht zu heben, dann geht das Grün in ein prachtvolles Violett über.

Wie fast alle Schmetterlingsschuppen sind auch diese sehr deutlich und verhältnismäßig grob der Länge nach gerippt. Die dunkel pigmentierten Grundschuppen zeigen außerdem eine schon bei schwächerer Vergrößerung sehr scharf hervortretende Querstreifung der Zwischenrippenräume. Sehr schwer wahrnehmbar (nur mit starken Tauchlinsen bei guter Beleuchtung) ist diese Querstrichelung an den eigentlichen pigmentfreien Schillerschuppen. Die Unterschiede im Lichtbrechungsvermögen sind wenigstens an den in Flüssigkeit untersuchten Schuppen nur sehr gering, und da auch alles Pigment fehlt, so ist die Struktur schwer zu erkennen.

Viel geeigneter fand ich *Lycaena Danis*, deren mehr längliche Schillerschuppen trocken untersucht hellgelb erscheinen. In dem Momente, wo man Alkohol zufließen läßt, werden die Schuppen im durchfallenden Lichte fast vollkommen farblos und lassen nun die Querstreifen zwischen den Rippen sehr schön erkennen.

Sehr interessant sind die Schillerschuppen einer Lycänide aus Neu-Guinea, *Amblypodia Tamiris*.

Der Schmetterling erscheint an der ganzen Oberseite glänzend blau, die Vorderflügel im geraden Aufblick mehr violett, die Hinterflügel, sowie der Hinterrand der Vorderflügel hell-himmelblau. Blickt man schräg auf die Ebene der Flügel, so ändert sich der blauviolette Farbenton in ein gesättigtes Rotviolett, das Hellblau schlägt ebenfalls in Violett um, nur erscheint dieses entsprechend heller. Wie bei *Lycaena* sind die Farben am schönsten, wenn man den Flügel so orientiert, daß seine Wurzel dem Fenster zugekehrt ist. Die einzelnen Schuppen erscheinen trocken im durchfallenden Lichte orangerot, im auffallenden Lichte fehlt der blaue Schiller vollkommen und zwar bei jeder Lage der Schuppen, wenn dieselben in der Ebene des Objekttisches liegen, höchstens Spuren von Blau treten hier und da hervor. Hebt man nun aber den Objektträger, so daß die Ebene der Schuppen nach dem Fenster zugeneigt liegt, so tritt sofort prachtvoller blauer Schiller auf, namentlich wenn die Schuppenachse von rechts nach links verläuft. Es sieht aus, als wären auf der an sich dunklen Oberfläche der Schuppen lauter kleine intensiv blau leuchtende Querstrichelchen parallel untereinander und senkrecht zur Schuppenachse gezogen. Infolge der viel gesättigteren und leuchtenderen Farbe gestaltet sich auch der merkwürdige Umschlag in Grün beim Benetzen mit Alkohol im vorliegenden Falle sehr viel auffälliger als bei den früher genannten Lycäniden.

Bringt man einen Tropfen Alkohol auf einen der Flügel, so nimmt der benetzte Bezirk sofort eine schön goldgrün glänzende Färbung an und man erkennt mit der Lupe, daß jedes einzelne der vorher blauen Schüppchen nun glänzend gelbgrün erscheint. Im durchfallenden Lichte sehen solche benetzte Schuppen immer mehr oder weniger stark rosenrot aus und sind zugleich sehr durchsichtig geworden. Pigment ist keines vorhanden. Man erkennt nun auch besser die eigentümliche Skulptur der Oberfläche, welche hier wie in den früheren Fällen als die Ursache der eigenartigen Verbreitung des Blau (resp. Grün) an den Schuppen bei günstigem Lichteinfall anzusehen ist.

Auch bei *Amblypodia* sind je zwei der an der Oberfläche vorspringenden Längsrippen durch Querbrücken verbunden, allein das

Bild derselben ist wesentlich verschieden von dem bei den vorher besprochenen Lycäniden. Nicht um schmale Querlinien oder Leisten wie dort handelt es sich, sondern vielmehr um breite, offenbar etwas erhabene Querbrücken, die aber sehr blaß erscheinen und durch dunklere etwas schmalere Querfurchen voneinander getrennt sind. Die ganze Skulptur tritt unter den gegebenen Verhältnissen nur sehr schattenhaft hervor und man muß genau zusehen, um sie überhaupt zu bemerken. Viel deutlicher ist alles im auffallenden Lichte, da hier die Reliefverhältnisse durch das strahlende Blau gewisser Partien und das tiefe Dunkel der Zwischenräume auf schärfste markiert sind.

Den leuchtenden blauen Querlinien entsprechen offenbar hellere Querbrücken, welche meist über mehrere Zwischenrippenräume hin in einer Flucht verlaufen, so daß im durchfallenden Lichte die Schuppenoberfläche ein eigentümlich quer gebändertes Aussehen gewinnt. Noch deutlicher wird dies, wenn man homogene Immersionen anwendet; die Oberfläche jeder solchen Schuppe sieht dann so aus, als wäre sie der Quere nach in lauter Fältchen gelegt, die vielfach nicht ganz gerade, sondern wellig gebogen verlaufen und außerdem durch die parallelen Längsrippen, zwischen denen sich die obere Schuppenlamelle etwas vorbauscht, gewissermaßen unterbrochen werden (Fig. 34).



Fig. 34.

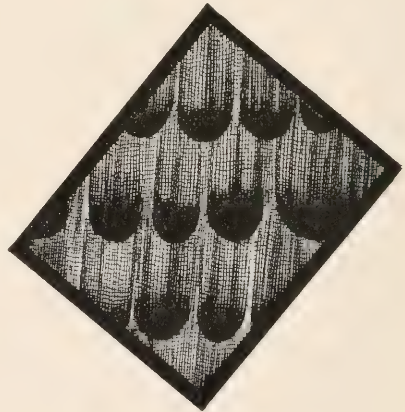


Fig. 35.

Fig. 34. Stückchen der Schuppenfläche von *Amblypodia Tamiris* bei starker Vergrößerung unter Wassser gesehen.

Fig. 35. Flügelstückchen vom *Amblypodia* im auffallenden Licht; alle hellen Partien glänzend blau.

Richtet man sein Augenmerk mehr auf die dunkleren Partien der Schuppenoberfläche, so könnte man auch sagen, dieselbe erscheine mit in Längs- bzw. Querreihen geordneten graulichen Flecken auf hellem Grunde gezeichnet. Daß es sich nun wirklich um so komplizierte Niveaudifferenzen handelt, geht auch daraus hervor, daß alle die Partien, die bei einer gewissen Einstellung dunkler erscheinen, hell werden, wenn man den Tubus etwas hebt und umgekehrt. Am klarsten treten alle die geschilderten Strukturverhältnisse an solchen mit Wasser imbibierten Schuppen hervor, welche zufällig innerhalb des Bereiches einer Luftblase liegen, während an ganz frei schwimmenden Schuppen alles außerordentlich blaß, nur wie angedeutet erscheint.

Mit dieser verwickelten feineren Reliefzeichnung kombinieren sich nun noch gröbere Formverhältnisse, sowie eine besondere Anordnung der Schuppen in bezug auf die Flügelebene. Man erhält darüber am besten Aufschluß, wenn man die Schuppen in situ, d. h. ein Flügelstück im auffallenden Lichte bei schwacher Vergrößerung (Zeiß A) betrachtet. Orientiert man einen Flügel zunächst so, daß seine Wurzel dem Fenster zugekehrt liegt (Lage I), so sind, wie mehrfach erwähnt, auch alle Schuppen in gleicher Weise gelagert. Ueberall erscheinen dann die Schuppen, wenn ihre Achse senkrecht zur Ebene des Fensters steht, helleuchtend, mit Ausnahme des vorderen Drittels, welches tief dunkel bleibt (Fig. 35). Die Farbe ist an den mit freiem Auge hellblauen Partien der Flügel eine schön silberblaue, an den violetten dagegen ein prachtvolles reines gesättigtes Blau. Es bleibe nicht unerwähnt, daß namentlich im Bereiche des violetten Teiles der Vorderflügel längs der Rippen vereinzelt grün schillernde Schuppen vorkommen, deren Bau sich sonst nicht wesentlich von den blauen unterscheidet, doch sind sie merklich schmäler und länger. Wie sehr nicht nur die Reflexion an sich, sondern auch die Farbe des zurückgestrahlten Lichtes vom Einfallswinkel abhängt, zeigt sich unter anderem auch darin, daß an größeren Falten, welche die Flügelgrundmembran hier und da bildet, an Stelle des reinen tiefen Blau der Schuppen auch bei mikroskopischer Beobachtung ein schön gesättigtes Violett auftritt. Auf das allerdeutlichste überzeugt man sich, daß der farbige Schimmer von kleinen den Längsrippen entsprechend in Reihen geordneten Feldchen ausgeht, die durch ganz dunkle kurze Querlinien voneinander getrennt sind, kurz, es ist genau dasselbe Bild (nur in entsprechend geringerer Vergrößerung) wie es oben von den imbibierten fast farblosen Schuppen geschildert wurde. Besonders schön gestaltet sich die ganze Erscheinung an den dunkelblauen Schuppen der Vorderflügel. Bringt man nun den Flügel in eine gegen das Fenster geneigte Lage, so daß der dem Beschauer zugekehrte freie Außenrand gehoben wird, während die Flügelwurzel in der Ebene des Objekttisches verbleibt, so ändert sich, wenn der Neigungswinkel etwa 50—45° beträgt, das vorige Bild sozusagen in sein Gegenteil, indem jetzt die Schuppenspitzen blau aufleuchten, die vorher hellen Partien aber verdunkelt erscheinen.

Dreht man, während sich der Flügel wieder wie anfangs in der Ebene des Objekttisches befindet, diesen letzteren langsam in der Richtung der Uhrzeiger, so sieht man das Blau sich rasch mehr und mehr verdunkeln, aber nicht ganz gleichmäßig über die ganze Schuppenoberfläche, sondern es treten parallel der Schuppenachse abwechselnd dunkle und noch hell leuchtende, ziemlich breite Streifen auf, wie man es ähnlich auch an den goldglänzenden Schuppen von *Plusia Chrysitis* sieht, wo wir die Erscheinung als den optischen Ausdruck einer welligen Längsfaltung kennen lernten. In der Tat handelt es sich auch im vorliegenden Falle um eine solche, die an den meisten Schuppen in großer Regelmäßigkeit auftritt und infolge der verschiedenen Reflexion an den Wellenrücken und in den Wellentälern unter den gegebenen Verhältnissen so scharf hervortritt. Ganz besonders deutlich ist die Erscheinung an den hellblauen Schuppen der Hinterflügel, wo man die abwechselnd dunkle und helle Streifung sogar schon vielfach in der

ersten Schuppenlage (Achse senkrecht zum Fenster) erkennt (Fig. 35). Am auffallendsten macht sie sich aber immer dann bemerkbar, wenn die Schuppen aus ihrer ursprünglichen Lage etwas nach rechts oder nach links um etwa 45° herausgedreht wurden. Dreht man noch weiter, so *erlischt bei 90°, wo die Schuppenachse demnach parallel dem Fenster verläuft, an den meisten Schuppen die farbige Reflexion vollkommen*, sie sehen schwarzbraun aus und an der Oberfläche macht sich höchstens ein leichter bläulicher Hauch bemerkbar. Während aber noch bei einer Winkellage von 45° das vordere Drittel der Schuppen ganz dunkel erschien, hat es sich nun aufgehellt und erscheint bereits merklich bläulich. Intensive blaue Reflexlichter treten hier aber erst dann auf, wenn bei weiterer Drehung des Tisches die Schuppen in eine der ersten gerade entgegengesetzte Lage gekommen sind, wenn nämlich die Schuppenwurzel dem Beschauer, der freie Rand dem Fenster zugewendet ist. Innerhalb des ganzen Bereiches der vorher dunklen Partie glitzern nun blasse Pünktchen auf, bis *das Minimum der Reflexion bei weiterer Drehung um 45°* (*im Sinne des Uhrzeigers*) *erreicht ist. Dann leuchtet das vordere Drittel der Schuppen intensiv blau, während der ganze Rest dunkel erscheint.* Von da ab beginnt bei fortgesetzter Drehung auch wieder die Färbung des letzteren, während die des Vorderendes mehr und mehr abnimmt, bis schließlich dann, wenn die Schuppenachse wieder parallel dem Fenster läuft, das vordere Drittel bereits ganz dunkel geworden ist.

Wie bei den früher besprochenen *Lycäniden* liegen auch hier die Schuppen nicht in der Ebene der Flügelmembran, sondern ihre freien Ränder stehen wesentlich höher als die Wurzeln, so daß *die Schuppenebene schräg nach der Flügel-(resp. Schuppen-) Wurzel hin abfällt.* Wäre diese Ebene völlig plan, so wäre nicht einzusehen, warum sie nicht in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig blaues Licht reflektieren sollte, wenn sie gerade dem Fenster zugewendet ist. Da nun in diesem Falle das vordere Drittel, wie wir gesehen haben, dunkel bleibt, während es umgekehrt bei einer Drehung um 180° aufleuchtet und der Rest sich verdunkelt, so bleibt nur die eine Möglichkeit, *daß die Schuppe im Bereich des vorderen Drittels nach hinten und unten umgebogen ist* (Fig. 36). Es erklärt sich nun auch in einfachster Weise, warum beim Heben des Flügels um etwa 45° die Verteilung der Helligkeit nun gerade in ihr Gegenteil verkehrt wird, warum die Längsfalten der Schuppen am deutlichsten sichtbar sind, wenn die Schuppenachse mit der Symmetrieebene des Mikroskopes einen Winkel von 45° bildet usw. Man kann sich dies alles sehr einfach veranschaulichen, wenn man ein nach Art eines Wellbleches gefaltetes rechteckiges Stück Papier im vorderen Drittel nach hinten unter einem nicht allzu stumpfen Knickungswinkel umbiegt und es nun in der beschriebenen wechselnden Weise wie eine in situ befindliche Schuppe gegen ein Fenster orientiert.

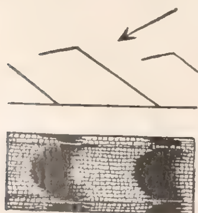


Fig. 36. Schematische Darstellung der Schuppenstellung, der Schuppenform und Lage auf der Flügelebene. (Einfallsrichtung des Lichtes gibt der Pfeil an.)

Wie die Reflexion farbigen Lichtes in augenfälligster Weise durch Lage und Form der Schuppen im ganzen beeinflußt wird, so ist andererseits auch die Verteilung von Licht und Dunkel innerhalb eines bei einer gegebenen Lage leuchtenden Bezirkes durch jene feinere Skulptur resp. die dadurch erzeugten Niveaudifferenzen der Schuppenoberfläche bedingt, welche im vorhergehenden beschrieben wurden. Ein ganz ähnliches Verhalten zeigen auch die Schillerschuppen von *Myscelis Orsis*, einer Nymphalide aus Brasilien.

Könnte diese Deutung noch irgend zweifelhaft sein, so würde als zwingendster Beweis ihrer Richtigkeit das Verhalten der Schillerschuppen einer kolumbischen Lemoniide: *Diorhina Perianda* gelten müssen.

Der Schmetterling gleicht in seiner Form im kleinen etwa unserem Schwalbenschwanz. Die Vorderflügel schillern dunkelblau bis auf den schwarzen Außenrand, die Hinterflügel sind ebenso gefärbt, nur tragen sie am Innenrande noch zwei zinnoberrote Flecken. Blickt man, mit dem Rücken nach dem Fenster stehend, schräg auf die Vorderflügel hin, während der Leib (die Längsachse) des Tieres parallel zum Fenster gerichtet ist, so erscheint das Blau auf beiden Flügeln, aber sehr viel lebhafter und glänzender an dem, der vom Beschauer abgewendet ist. Dreht man sich nun um, so daß man nach dem Fenster hinblickt, so ist der blaue Schiller so gut wie ganz verschwunden und fehlt wirklich vollkommen, wenn man sehr schräg auf die Flügelfläche hinsieht. Ganz genau dieselben Erscheinungen wiederholen sich, wenn man den Versuch wiederholt, während der Leib des Schmetterlings senkrecht zur Ebene des Fensters steht. Stellt man sich nicht gerade vor- oder rückwärts, sondern seitlich zum Fenster und hält den Schmetterling wieder gerade vor sich in Kopfhöhe, so gewinnt das Blau einen sehr deutlichen Stich ins Violette.

Orientiert man nun einen Flügel auf dem Objekttisch eines Mikroskopes so, daß er wieder wie im vorigen Falle die Lage I einnimmt, d. h. die Wurzel dem Fenster, der freie Rand dem Beschauer zugewendet liegt, so bietet sich bei schwacher Vergrößerung im auffallenden Lichte ein auf den ersten Blick sehr überraschendes, zierliches Bild dar (Fig. 37a). Man sieht nämlich jeder einzelnen Schuppe entsprechend ein schmales, intensiv blau leuchtendes Querband und da die Schuppen in regelmäßigen Querreihen geordnet sind, so erscheinen auch die blauen Binden in gleicher Anordnung, eine an die andere sich anschließend. Alles andere ist vollkommen dunkel. In der Regel verlaufen diese Querbänder nicht genau in der Richtung von rechts nach links, sondern erscheinen etwas schräg geneigt. Beginnt man dann den Objekttisch in der Richtung des Uhrzeigers zu drehen, so ändert sich zunächst nichts an der Erscheinung und nur eine unwesentliche Verdunkelung des Blaues macht sich bemerkbar, wenn die Drehung 90° erreicht hat und die Querbinden daher nahe parallel der Symmetrieebene des Mikroskopes verlaufen. Bei weiterer Drehung tritt dann aber sehr bald vor jeder blauen Binde eine zweite, genau parallel, sonst aber von gleicher Beschaffenheit aus dem Dunkel auf, wodurch die Zierlichkeit des so auffallenden mikroskopischen Bildes noch wesentlich gesteigert wird. Die Helligkeit beider durch einen ziemlich breiten tiefdunklen

Zwischenraum getrennten Querbänder erreicht ihr Maximum, wenn die Drehung 180° erreicht hat (Fig. 37b), d. h. wenn die Schuppenwurzeln dem Beobachter, die freien Ränder der Lichtquelle zugewendet sind. Hat die Drehung endlich 270° erreicht, so erscheint das zweite Querband schon wieder merklich verblaßt und schließlich von dem ersten immer weiter nach der Schuppenspitze hin abrückend, bei etwa 315° nur noch blaß angedeutet, um endlich gänzlich zu erlöschen. Bei keiner Lage der Schuppen erscheint eine größere Fläche derselben unter den angegebenen Bedingungen leuchtend. Auch selbst dann nicht, wenn man ein Flügelstückchen aus beliebiger Stellung durch Heben des Objektträgers in eine gegen das Fenster hin mehr oder weniger steil abfallende Lage bringt. Immer sieht man eine oder zwei blaue Querbinden, die, aber immer nur teilweise, verschmelzen, also eine Art von breitem Ring bilden, wenn man einen Flügel, der ursprünglich horizontal in der Lage I sich befand, durch Heben des freien Randes in eine sehr stark geneigte Stellung bringt. Die anfangs einfache Querbinde verdoppelt sich bald und schließlich entsteht eine blaue Fläche mit einem dunklen Zentrum.

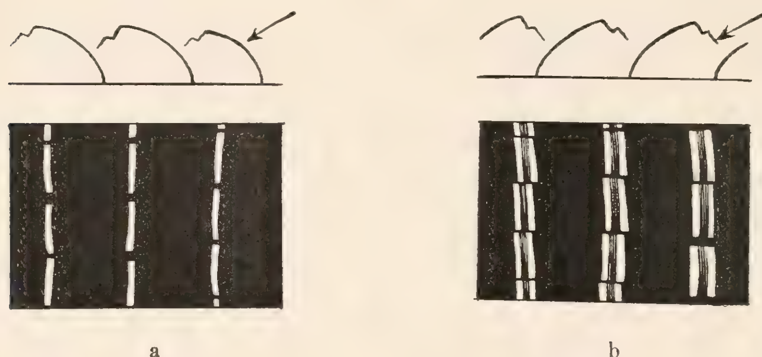


Fig. 37. *Diorhina Perianda.* **a Flügelstückchen im auffallenden Lichte gesehen (Lage I). Die weißen Linien leuchtend blau. Darüber Schema der Schuppenlage und Form. b Dasselbe Präparat nach Drehung um 180°.**

Um zu einer Erklärung dieser so auffallenden Reflexionsphänome zu gelangen, erscheint es vor allem notwendig, die Formverhältnisse der Schuppen genau festzustellen, sowie ihre Lage gegen die Flügelebene zu bestimmen. Untersucht man ein Flügelstückchen im durchfallenden Lichte, so erkennt man zunächst, daß die ganze Schuppenbekleidung der Flügel wie in allen früheren Fällen aus zwei Lagen besteht: Grundschuppen und Deckschuppen, welche letztere allein den farbigen Schiller erzeugen.

Die ersteren sind, wie man an allen Stellen sieht, wo die Deckschuppen fehlen, viel weniger dunkel pigmentiert als diese, welche tief schwarz erscheinen, und wir begegnen daher hier zum erstenmal einem Fall, wo die Schillerschuppen selbst pigmentiert sind. Es ist klar, daß dadurch das für den vollen optischen Effekt so notwendige tiefe Schwarz als Hintergrund der schillernden Interferenzfarben in größter Vollendung geschaffen wird. Ueberall nun,

wo Deckschuppen (Schillerschuppen) mehr vereinzelt angetroffen werden, erkennt man auf dem hinreichend durchscheinenden Grunde ganz deutlich, daß jede einzelne derartige spatelförmige Schuppe bogenförmig gekrümmt ist und daß speziell das vordere Drittel mit einem plötzlichen Knick nach hinten umbiegt. Das erste blaue Querband, welches infolge der äußerst starken Pigmentierung der Schuppen auch bei durchfallendem Lichte immer zu sehen ist, entspricht jener Partie der konvex gekrümmten Schuppenoberfläche, welche unmittelbar vor der Knickungsstelle (von der Schuppenwurzel aus gerechnet) gelegen ist. Wiewohl mit Ausnahme des blauen Querbandes die ganze Schuppe in Lage I (Wurzel nach dem Fenster hin gerichtet) tief dunkel erscheint, so zeichnet sich doch das abgeknickte Vorderende durch ein besonderes tiefes Schwarz aus. Die Formverhältnisse dieses Schuppenabschnittes lassen sich daher unter diesen Umständen auch gar nicht erkennen.

Es ist zu diesem Zweck erforderlich, völlig isolierte Deckschuppen in durchfallendem Lichte zu untersuchen oder noch besser Längsschnitte anzufertigen, was nach entsprechender Einbettung ganz gut gelingt. Man überzeugt sich dann, daß auch das hakenförmig umgebogene vordere Drittel der im ganzen stark konvex nach oben (resp. nach der Flügelwurzel hin) gekrümmten Schillerschuppen noch zweimal der Quere nach geknickt ist, so wie es etwa die Fig. 37a und b darstellen, worin die horizontale, verbindende Linie der Flügelmembran entspricht.

Macht man sich aus einem Blatt Briefpapier ein entsprechendes Modell zurecht, so ist es leicht, alle im vorstehenden geschilderten Erscheinungen sich sozusagen im groben vor Augen zu führen, indem man die Verteilung von Licht und Schatten studiert, während man das Modell in verschiedener Weise zum Fenster orientiert, gerade wie es oben in bezug auf die Schnppen selbst beschrieben wurde. Man erkennt so auch leicht, wann und warum in gewissen Lagen zwei Querbänder, in anderen nur eines auftritt, und warum bei keiner Lage größere Flächen aufleuchten. Nur unter gewissen besonderen Beleuchtungsbedingungen kann es geschehen, daß auch der nicht abgeknickte Schuppenteil blaues Licht reflektiert, und zwar fast in seiner ganzen Ausdehnung. Es ist dies dann der Fall, wenn auf einen Flügel in Lage I direktes Sonnenlicht auffällt, welches durch einen mit Seidenpapier überspannten Holzrahmen gemildert wird.

Aus allem aber ergibt sich, daß nicht nur für die Farbe, sondern auch für die Intensität des reflektierten Lichtes der Winkel, unter welchem die Strahlen die Schuppenoberfläche treffen, von der allergrößten Bedeutung ist und daß schon sehr geringe Niveaudifferenzen der Schuppenfläche genügen, um die Reflexionserscheinungen wesentlich zu schwächen oder zu verstärken.

Unter den mir zur Verfügung stehenden Schmetterlingen fand ich nur noch zwei, bei welchen ähnliche Form- und Lageverhältnisse der Schuppen vorlagen wie bei *Diorhina*. Es war das ebenfalls eine Lemoniide, *Lyropteryx lyra* aus St. Catharina (Brasilien) und eine Lycänide aus Amboina, *Hypochrysops Anacletus*.

Der Bau und das optische Verhalten der grünblau schillernden Deckschuppen des erstgenannten Falters hält sozusagen die Mitte zwischen *Amblypodia* und *Diorhina.* Sie sind an den sonst gleichmäßig blauschwarzen Flügeln in Form schmaler, dem Verlauf der Rippen folgender Streifen längs des Außenrandes angeordnet und erscheinen wieder am lebhaftesten schillernd, wenn man schräg auf die Flügelebene herabblickt, indem man mit dem Rücken dem Fenster zugekehrt den Schmetterling so hält, daß die Längsachse des Körpers parallel zum Fenster verläuft. Auch hier ist der Schiller viel lebhafter an dem vom Beschauer abgewendeten als an dem zugewendeten Flügel. Hält man einen Flügel, vor dem Fenster sitzend, in Lage I mit dem freien dem Beschauer zugekehrten Außenrande etwas nach abwärts geneigt, so ist der Schiller ebenfalls sehr lebhaft und zeigt eine gelbgrüne Farbe. Nähert man dann den Flügel allmählich der Horizontallage, so ändert sich die Farbe durch Grün, Blau bis zu Violett, wobei der Glanz mehr und mehr abnimmt.

Untersucht man nun im durchfallenden Lichte (Zeiß A), so tritt, da die Deckschuppen über einer verhältnismäßig schwach pigmentierten und daher recht durchscheinenden Lage von Grundschuppen ziemlich vereinzelt stehen, ihre Form und Lage auf den ersten Blick überaus klar hervor. Man erkennt, daß es sich wieder um schmale lang-

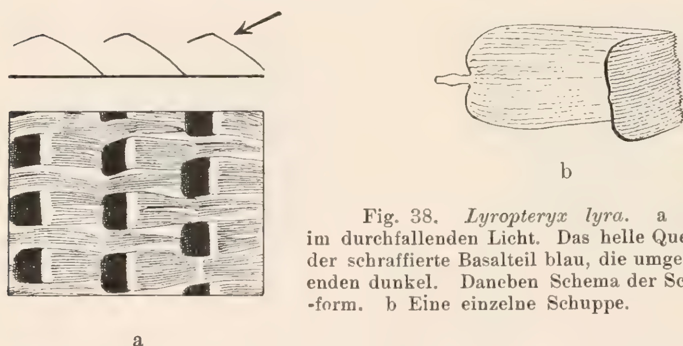


Fig. 38. *Lyropteryx lyra.* a Flügelstückchen im durchfallenden Licht. Das helle Querband gelbgrün, der schraffierte Basalteil blau, die umgebogenen Vorderenden dunkel. Daneben Schema der Schuppenlage und -form. b Eine einzelne Schuppe.

gestreckte Gebilde von der Form eines Spatels handelt, deren vorderer Abschnitt scharf nach hinten und unten umgebogen ist. Derselbe erscheint daher, da er vom Lichte abgewendet ist, in der ersten Schuppenlage tief dunkel. Die Grenze der Knickung ist durch ein gelbgrün schillerndes Querband markiert, welches infolge der ziemlich starken Pigmentiernng der Schuppen auch im durchfallenden Lichte schon sichtbar wird (Fig. 38).

Der Rest der Schuppenoberfläche schillert namentlich nach der Wurzel hin grünblau bis blau. Hier und da finden sich auch Schuppen, deren Lage es bedingt, daß die ganze dem Lichte zugewendete, schräg abfallende Schuppenfläche tiefblau leuchtet. Immer ist die Reflexion an der Grenze der Umknickungsstelle am stärksten, sonst aber verhältnismäßig schwach. Man kann sie außerordentlich verstärken, wenn man den Objektträger, auf welchem sich der Flügel in Lage I befindet, so hebt, daß die Flügelwurzel höher zu liegen kommt und daher das Licht die unteren Partien der Schuppenfläche schräger trifft.

Dreht man den Objekttisch um 180°, so rückt das grünglänzende Querband scheinbar immer weiter nach vorn und schließlich begrenzt es hier die Schuppe, d. h. es leuchtet nur noch ein dem oberen Rande des umgeknickten etwas konvex gekrümmten Schuppenanteils entsprechender Streifen. Alles übrige erscheint vollkommen verdunkelt. Ich glaube nicht, daß es nötig ist, eine genauere Erklärung aller dieser Erscheinungen zu geben, denn sie folgt unmittelbar aus den geschilderten Form- und Lageverhältnissen.

Am meisten verwickelt gestalten sich die Reflexionsphänomene bei *Hypochrysops Anacletus* (Amboina).

Der Falter erscheint, mit Ausnahme der Spitzen der Vorderfläche, prachtvoll violett, wenn man von oben auf ihn heruntersieht, oder wenn man, mit dem Rücken dem Fenster zugekehrt, schräg auf die Ebene der Flügel blickt, indem man die Längsachse des Körpers parallel zum Fenster orientiert. Dreht man sich dann mit dem Gesicht nach dem Fenster hin, so verschwindet der farbige Schiller vollkommen und macht einem schmutzigen Graubraun Platz. Im auffallenden Lichte mit Zeiß A untersucht, erscheinen die Deckschuppen in Lage I (Flügelwurzel nach der Lichtquelle gerichtet) an den Hinterflügeln genau wie bei *Diorhina* durch ein schmales, glänzend violettes Querband markiert, welches bei Drehung etwa um 90° in 2 schräg gestellte, etwas bogig gekrümmte, längliche Flecken auseinanderweicht, so daß der dunkle sie trennende Zwischenraum wie eine spaltförmige Pupille aussieht. Etwas anders gestaltet sich die Erscheinung an den Vorderflügeln. Hier erkennt man an geeigneten Stellen ganz deutlich, daß die betreffenden Schuppen, welche wie bei *Diorhina* gekrümmt und geknickt sind, außerdem noch eine ganz besondere Lage in bezug auf die Flügelebene besitzen. Ihre Querachse verläuft nämlich nicht wie in jenem Falle parallel zur Ebene der Flügelmembran, sondern ist gegen dieselbe beträchtlich geneigt, und zwar kopfwärts in der Richtung von hinten nach vorn, so daß in der Lage I nur ein seitlicher etwa dreieckiger Bezirk der Schuppenfläche vom Lichte unter günstigem Einfallswinkel getroffen wird. Dreht man den Objekttisch um 180° in der Richtung des Uhrzeigers, so treten jetzt, wie bei *Diorhina* unter gleichen Umständen, je zwei blaue Querbinden in der Nähe des Vorderendes auf, um bei weiterer Drehung um 90° wieder völlig zu erlöschen. Die Schuppen sehen dann ganz dunkel aus.

Da es sich um ein ohnedies etwas beschädigtes Exemplar handelte, welches ich schonen mußte, so war ich nicht in der Lage, isolierte Schuppen zu untersuchen, glaube aber, daß man schon aus dem Verhalten der in situ befindlichen Schuppen im auffallenden Lichte mit genügender Sicherheit auf ähnliche Formverhältnisse wie bei *Diorhina* schließen darf. Der Unterschied beruht im wesentlichen auf der auch so schon leicht zu konstatierenden seitlichen Schrägstellung der Schuppen.

Erwähnt sei nur noch, daß zu diesen an sich schon so komplizierten Form- und Lageverhältnissen der reflektierenden Schuppenfläche als weiteres nicht unwesentliches Moment auch noch eine wellblechartige Faltung parallel der Längsachse hinzukommt, wie mit Sicherheit aus den abwechselnd dunklen und hellen Längs-

streifen hervorgeht, welche innerhalb dcr leuchtenden Partien bei gewissen Schuppenlagen immer sehr deutlich hervortreten.

Den äußersten Grad des Glanzes und der Sättigung erreichen die Schillerfarben ohne allen Zweifel bei gewissen tropischen Papilioniden und namentlich bei den Morphiden. Ich habe denselben daher auch besondere Aufmerksamkeit zugewendet, muß aber bekennen, daß ich die vorher besprochenen Fälle in vieler Beziehung lehrreicher und interessanter gefunden habe. Ich will gleich mit einem der prächtigsten schillernden Schmetterlinge beginnen, mit dem brasilianischen *Morpho Cypris.*

Orientiert man den in wundervollem Atlasblau strahlenden Schmetterling so in der Nähe eines Fensters, daß das linke Flügelpaar genau in einer Horizontalebene liegt und mit dem freien Außenrande vom Fenster abgewendet ist, der Leib des regelrecht gespannten Falters aber der Ebene des Fensters parallel verläuft, so erscheint die Oberfläche der betreffenden Flügel völlig glanzlos bräunlich. Die Flügelachsen (ich verstehe darunter Linien, welche man sich von der Flügelwurzel je nach der Mitte des Außenrandes gezogen denkt) bilden dann mit der Körperachse etwa einen Winkel von 45°. Dreht man nun den Schmetterling um 90° in der Richtung des Uhrzeigers, während man immer auf den Kopf der Nadel, an der er gespießt ist, gerade herunterblickt, so erscheint über der ganzen Fläche gleichmäßig verbreitet ein strahlendes Blau, während die 2 weißen Fleckenbinden auf den Flügeln sich mit einem rosenroten Hauch überziehen. Nach Drehung um 180° ist der farbige Glanz wieder völlig verschwunden, um bei 270° neuerdings aufzutauchen. Ich will zur besseren Verständigung diese 4 Lagen des Schmetterlings, in welchen er zweimal hell und zweimal dunkel erscheint, als Lage I, II, III und IV bezeichnen. Dreht man bei Lage I den Falter um die Längsachse seines Körpers derart, daß der Außenrand der dem Beschauer zugewendeten Flügel sich hebt, die Flügelflächen also nach dem Fenster hin schräg abfallen, so tritt sehr bald das gleiche Atlasblau hervor, wie bei Drehung in der Horizontalebene um die Nadel als Achse. Wenn die Flügelebenen mit der Horizontalebene einen Winkel von etwa 45° bilden, erlischt das helle glänzende Blau, und an seine Stelle tritt dann ein dunkles gesättigtes, aber mattes Violett, während sich die weißen Querbinden blaßgelb färben. Dabei ist immer vorausgesetzt, daß der Kopf des Beobachters in gleicher Lage, d. h. senkrecht über dem Leib des Schmetterlings bleibt. Bei sehr schräger Neigung des betreffenden Flügelpaares erlischt auch das Violett, und es tritt wieder jenes matte Braunschwarz an seine Stelle. Das rechte Flügelpaar, welches also in Lage I die Außenränder dem Fenster zuwendet, zeigt bei allen den geschilderten Lageveränderungen immer gleichzeitig genau dieselben Farbenerscheinungen wie das linke.

Daraus ergibt sich unmittelbar, daß Lage I und III in jeder Hinsicht als identisch gelten können. Dasselbe gilt andererseits auch von Lage II und IV. Wird in diesem letzteren Falle der Schmetterling um die Querachse seines Körpers gedreht, so daß einmal der Kopf, das andere Mal der Hinterleib nach dem Fenster hin gehoben wird, so gewinnt das Blau einen mit zu-

nehmender Neigung der Flügelebenen zunächst immer deutlicher hervortretenden Stich ins Grünliche, der erst bei sehr starker Schrägstellung wieder ins Violett umschlägt.

Ganz ähnlich wie im geraden Aufblick unter den vorher angegebenen Bedingungen verhält sich der Schmetterling in den genannten 4 Lagen auch dann, wenn man ihn, mit dem Rücken dem Fenster zugekehrt, in Kopfhöhe vor sich hält und schräg darauf blickt. Dreht man sich dann mit dem Gesicht nach dem Fenster hin, so erscheinen die Flügel bei gleichem schrägen Aufblick in allen 4 Lagen violett, besonders intensiv aber und sogar mit einigem Glanz in Lage I und III. Hält man in einer dieser beiden Lagen den Schmetterling immer tiefer, so geht das Violett allmählich in glänzendes Blau und schließlich Grünlichblau über.

Sehen wir nun zu, wie sich die schillernden Deckschuppen in situ bei mikroskopischer Beobachtung im auffallenden Lichte verhalten. Ganz in Uebereinstimmung mit dem Aussehen des Schmetterlings bei Betrachtung mit bloßem Auge erscheinen die verhältnismäßig großen schaufelförmigen Deckschuppen, welche, wie bei *Amblypodia*, an sich dunkel pigmentiert sind und außerdem noch über den gleichfalls dunklen Grundschuppen ausgebreitet liegen, völlig glanzlos und dunkel, wenn man bei möglichst genauer Horizontallage des Flügels, der sich auf dem Objekttisch in I. Lage befindet, mit schwächeren Vergrößerungen (Zeiß A) untersucht. Die Schuppen befinden sich dann ebenfalls in I. Lage, d. h. ihre Längsachse steht zur Ebene des Fensters senkrecht, und ihre Wurzeln sind diesem zugewendet. Dreht man nun um etwa 45° in der Richtung des Uhrzeigers, so leuchten die Schuppen auf, und zwar strahlt die in Wirklichkeit dem Fenster zugewendete Hälfte (im mikroskopischen Bilde natürlich umgekehrt) grünliches, die andere blaues Licht aus. Das Maximum der Helligkeit des dann einfarbig blauen Reflexlichtes tritt ein, wenn der Flügel in die II. Lage gekommen ist und die Schuppenachse daher parallel dem Fenster verläuft. Wieder fällt wie in früheren Fällen auf, daß das Blau nicht gleichmäßig über die Fläche einer Schuppe verteilt ist, sondern in Form von überaus deutlichen, der Schuppenachse parallelen Stricheln und Streifchen auftritt, welche durch tiefdunkle Zwischenräume voneinander getrennt sind. Man wird also auch hier wieder ein besonderes Relief der Schuppenoberfläche annehmen müssen, durch welches Niveauunterschiede bedingt werden, die ihrerseits wieder den Einfallswinkel des Lichtes beeinflussen.

Da ein trockener Flügel häufig nicht ganz eben ist, sondern leichte Faltenbildungen an dieser oder jener Stelle auftreten, und da andererseits der Farbenton des reflektierten Lichtes wesentlich von der Größe des Einfallswinkels abhängt, so wird es erklärlich, daß bei Durchmusterung einer größeren Fläche immer Stellen gefunden werden, wo die Schuppen entweder ganz oder wenigstens teilweise und dann immer in der vom Fenster abgewendeten Hälfte einer konvexen Falte schon violett gefärbt erscheinen, wenn der Flügel sich in II. oder IV. Lage befindet. Namentlich schön habe ich diese Erscheinung bei dem sich im übrigen in allen Punkten ganz gleich verhaltenden *Morpho Rhetenor* (Brasilien) gefunden. In bezug auf die Lage der Schuppen zur Flügelebene ist vor allem her-

vorzuheben, daß sie gegen dieselbe nicht wie in allen früheren Beispielen geneigt sind, sondern horizontal (wiewohl nicht flach) aufliegen. Dies geht schon daraus hervor, daß man bei einer und derselben Einstellung die Details auf der ganzen Oberfläche gleich deutlich erkennt, während man dort den Tubus merklich und oft beträchtlich heben mußte, um die Spitze bzw. die dieser zunächst gelegenen Bezirke scharf zu sehen.

Ueber die Form der einzelnen Schuppe erhält man den besten Aufschluß, wenn man mittels einer Konvexlinse das Licht eines Auerbrenners von der Seite her auf einen in I. Lage befindlichen Flügel fallen läßt und mit Zeiß C beobachtet. Die Schuppen zeigen dann mit Ausnahme des äußersten, von der Flamme abgewendeten Randes grünlichen Schiller und heben sich sehr plastisch vom Grunde ab. Man erkennt mit größter Deutlichkeit, daß jede einzelne Deckschuppe etwa wie ein Hohlziegel geformt, d. h. um ihre Längsachse flach gebogen ist.

Die Form ihres Querschnittes würde demgemäß etwa so aussehen: ⌒.

Da es nun, wie aus allen vorhergehenden Beispielen ersichtlich wird, für das Auftreten von Schiller bei geradem Aufblick erforderlich ist, daß die reflektierende Fläche gegen das einfallende Licht geneigt liegt, gerade wie eine Glasplatte kein Licht ins Auge spiegelt, wenn sie in der Nähe des Fensters auf dem Tische liegt und man gerade von oben darauf heruntersieht, so wird sofort klar, warum im vorliegenden Falle die Schuppen ganz dunkel bleiben, wenn sich der Flügel in Lage I oder III befindet, dagegen in maximaler Helligkeit leuchten, wenn Lage II oder IV gegeben ist. Es wird verständlich, warum in diesem letzteren Falle fast die ganze Schuppenfläche leuchtet mit Ausnahme eines Randbezirkes, der vom Lichte abgewendet ist, denn infolge der relativ flachen Wölbung wird jede Schuppe fast in ihrer ganzen Ausdehnung von wirksamen Strahlen getroffen, deren Einfallswinkel um so größer wird, je weiter der betreffende Punkt vom Fenster abliegt.

Degleichen lassen sich alle Aenderungen im Farbenton des reflektierten Lichtes leicht verstehen, vor allem die Beimischung von Grün, wenn man die Flügelebene in Lage II oder IV aus der Horizontallage nach dem Fenster zu neigt, denn hierbei werden die Einfallswinkel verkleinert. Im umgekehrten Falle entsteht Violett, welches den höchsten Grad der Intensität erreicht, wenn man bei Lage I oder III sehr schräg auf die Flügelebene blickt, so daß nur Strahlen ins Auge gelangen, welche unter sehr großen Einfallswinkeln gespiegelt werden.

Von Interesse sind auch die Erscheinungen, wie sie sich mit dem Vertikal-Illuminator bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen (Zeiß D) darbieten. Auch hier machen sich je nach der Lage der Schuppen in der Ebene des Objekttisches, sowohl bezüglich der Intensität wie hinsichtlich der Farbe des reflektierten Lichtes, ganz auffallende Unterschiede bemerkbar.

Befindet sich das Flügelstückchen mit seiner natürlichen Beschuppung unter dem Mikroskope in Lage I oder III, steht demnach die Schuppenlängsachse senkrecht zur Ebene des Fensters, so ist die Intensität des reflektierten Lichtes am geringsten, seine Farbe gelb-

grün mit wenig zwischenliegendem Blau. Die streifige Anordnung der Farben ist außerordentlich deutlich; stellenweise leuchten kleine Streifchen in hell-gelbgrüner Farbe auf. Bringt man dagegen die Schuppen in Lage II oder IV, wobei ihre Längsachse dem Fenster parallel verläuft, so erscheinen sie sehr hell und leuchten in schön himmelblauer Farbe. Die durch nach oben vorspringende Rippen erzeugte Kanellierung der Schuppenoberfläche tritt dann überaus deutlich hervor. Obschon fast die ganze Fläche gleichmäßig blau erscheint, bemerkt man doch immer noch hier und da vereinzelte hell gelbgrüne Strichelchen. Ich kann nicht zweifeln, daß diese Verschiedenheiten in Helligkeit und Farbe hier zum Teil mit auf jene Niveaudifferenzen zurückzuführen sind, welche durch die feinere Skulptur der Schuppenoberfläche bedingt werden.

Benetzt man ein Flügelstückchen von *Morpho* mit Alkohol, so ändert sich, wie es auch schon früher bei anderen blau schillernden Schmetterlingen beschrieben wurde, momentan die Schillerfarbe, und es tritt ein prachtvolles Goldgrün hervor von ganz ähnlichem Farbenton und Glanz wie an den Flügeldecken so vieler Käfer. Durch einfaches Trocknen läßt sich jederzeit das ursprüngliche Blau wiederherstellen. Sehr prächtig gestaltet sich der Anblick eines solchen Alkoholpräparates bei schwacher Vergrößerung (Zeiß A) im auffallenden Lichte. An Stelle des glänzenden Blau tritt nun bei Lage II und IV der Schuppen ein intensives Grün, welches auch dann bestehen bleibt, wenn man den Aikohol durch Wasser oder Glyzerin ersetzt. Im durchfallenden Lichte sehen dann die Deckschuppen, welche an vielen Stellen ganz allein vorhanden sind, hell-ockergelb aus. Die Grundschuppen sind bei *M. Cypris* schmal und gestreckt und verlaufen schräg zu den Deckschuppen. Wählt man zur Benetzung stärker lichtbrechende Flüssigkeiten, so wird die Reflexion grünen Lichtes in den geeigneten Lagen immer schwächer und schwächer. So ist der grüne Schiller schon bei Anwendung von Chloroform viel weniger lebhaft und erscheint in Benzol fast, unter Schwefelkohlenstoff völlig erloschen.

Weitere wertvolle Aufschlüsse lieferte die Untersuchung des aus Columbien stammenden wundervollen *Morpho Sulkowskyi.*

In bezug auf die Bedingungen des Hervortretens resp. Schwindens der blauen Schillerfarbe besteht völlige Uebereinstimmung mit den beiden oben besprochenen Arten. In I. und III. Lage erscheinen die Flügel unter gleichen Bedingungen wie früher ganz blaß ockergelb, sie sind aber so durchsichtig, daß im geraden Aufblick die dunkleren Augen und Bindenzeichnungen der Unterseite durchschimmern und in allen Einzelheiten wie durch einen zarten gelben Schleier sichtbar sind. In Lage II und IV erglänzt dagegen die ganze Oberfläche aller 4 Flügel in hellem Himmelblau, so daß von der Unterseite nichts mehr zu sehen ist. Unter denselben Bedingungen, wo bei *M. Cypris* und *M. Rhetenor* dunkelviolett hervortritt, zeigt sich im vorliegenden Falle ein zartes, aber sehr glänzendes und gesättigtes Hellviolett (Lila).

Untersucht man einen Flügel im auffallenden Tageslicht mit Zeiß A, so erscheinen in Lage I und III die Deckschuppen völlig

glanzlos; man erkennt durch sie hindurch die wieder schräg gekreuzt verlaufenden schmalen dunkleren Grundschuppen. In Lage II und IV leuchten die ersteren auf, aber weder die Intensität noch die Farbe des reflektierten Lichtes ist über die ganze Schuppenfläche gleichmäßig verteilt. Vielmehr erkennt man, daß diese in zierlichster Weise mit violetten und grünblauen Strichelchen übersäet ist, die sämtlich parallel der Längsachse verlaufend offenbar den Rippen und Zwischenräumen folgen. Das Violett gewinnt die Vorherrschaft an dem vom Fenster abgewendeten Schuppenrande, hier und da erscheint dieser Teil der Schuppen ganz einfarbig violett.

Warum erscheinen nun bei *M. Cypris* die gewissermaßen den Grund bildenden Strichelchen ganz dunkel schwarz, hier aber violett?

Eine Antwort auf diese Frage kann wieder nur eine vergleichende Untersuchung der Form und vor allem der Lage der Deckschuppen zur Flügelebene geben. Schon bei Betrachtung mit bloßem Auge kann man sehen, daß in Lage II und IV von zufälligen konvexen Falten der Flügel violettes Licht ausstrahlt, und zwar auf der Zimmerseite, was leicht begreiflich wird, wenn man berücksichtigt, daß alle Strahlen, welche die vom Fenster abliegende Faltenwand, deren Ebene also nach der Zimmerseite hin schräg abfällt, noch treffen, einen größeren Einfallswinkel besitzen als die übrigen und daher die dort befindlichen Schillerschuppen gewissermaßen streifend beleuchten. Was nun vom ganzen Flügel gilt, das gilt offenbar auch für jede einzelne Schuppe, wenn dieselbe, wie es wirklich der Fall ist, konvex um ihre Längsachse gekrümmt und außerdem an der Oberfläche von erhabenen Rippen durchzogen ist, zwischen welchen mehr oder weniger tiefe Furchen liegen.

Fältelt man ein rechteckiges Blatt Briefpapier nach Art eines Fächers, aber so, daß alle einzelnen möglichst zahlreichen und schmalen Falten untereinander und den langen Seiten des Rechtecks parallel verlaufen, so hat man gewissermaßen ein rohes Schuppenmodell vor sich. Gibt man nun demselben noch eine entsprechende konvexe Krümmung um eine Längsachse, so daß es die Form eines Hohlziegels gewinnt, so kann man sich bei geeigneter Beleuchtung und richtiger Orientierung des Modells ein ganz gutes Bild von den Reflexionsverhältnissen an den ja auch außerordentlich fein der Länge nach gefältelten oder kanellierten Schuppen machen. Hält man das Modell so in der Nähe einer Lampe, daß seine beiden Achsen horizontal liegen, die Längsachse aber außerdem von rechts nach links verläuft, so daß das Licht von der dem Beschauer abgewendeten langen Seite her schräg von oben her einfällt, dann sieht man sofort, daß bei geradem Aufblick im allgemeinen nur diejenigen Faltenflächen für die Reflexion in Betracht kommen, welche nach der Lichtquelle hin schräg geneigt und daher vom Beobachter abgekehrt sind; da nun ihre Neigung zum einfallenden Licht in derselben Richtung stetig abnimmt, indem sich die spiegelnden Ebenen mehr und mehr der Horizontalen nähern, so wird es leicht verständlich, warum die Farbe des reflektierten Lichtes in beiden Schuppenhälften verschieden ist. Denn da die Einfallswinkel um so größer werden, je weiter die spiegelnden Schuppenbezirke von der Lichtquelle abliegen, so muß, wie es bei *Morpho Sulkowskyi* und ebenso auch bei *M. Rhe-*

tenor der Fall ist, in II. und IV. Lage von der vom Lichte abgewendeten abschüssigen Schuppenhälfte violettes, von der anderen dagegen blaugrünes Licht reflektiert werden. Es läßt sich nun am Modell auch sofort erkennen, daß diese Erscheinung etwas anders sich gestalten wird, je nachdem beide Schuppenachsen annähernd horizontal liegen, oder aber, wenn die Querachse, wie es bei *M. Sulkowskyi* der Fall ist, merklich, und zwar nach dem Kopfende des Tieres hin schräg geneigt, die ganze Schuppe also gewissermaßen etwas um ihre Längsachse gedreht ist. (In viel geringerem Grade ist dies auch schon bei *M. Cypris* der Fall.) Dann werfen nämlich innerhalb der dem Fenster zugewendeten Schuppenhälfte nur diejenigen Faltenflächen Licht ins Auge, welche dem Beobachter zugekehrt sind, also vom Fenster her nach der Zimmerseite zu schräg abfallen. Sie werden natürlich vom Lichte unter großem Einfallswinkel getroffen; aber auch die anders verlaufenden spiegelnden Flächen der diesseitigen Schuppenhälfte, die vom Beschauer abgekehrt liegen, werden noch verhältnismäßig schräg vom Lichte getroffen und reflektieren daher wie jene vorzugsweise violettes Licht.

Die vielfachen Unterbrechungen der leuchtenden Längsstreifen, die sich immer bemerkbar machen, finden ihre Erklärung leicht in kleinen Unregelmäßigkeiten in Verlauf und Lage der spiegelnden Flächen, wodurch die Schuppenoberfläche nicht sowohl farbig gestreift als vielmehr gestrichelt erscheint.

Sollte überhaupt noch ein Zweifel aufkommen können, bezüglich der Frage, ob nicht etwa doch bei den beiden vorgenannten *Morpho*-Arten das nicht nur in den Grundsschuppen, sondern auch in den eigentlichen Schillerschuppen reichlich enthaltene dunkle Pigment etwas mit der Entstehung des glänzenden Blau zu tun hat, so würde *M. Sulkowskyi* den entscheidenden Beweis dagegen liefern. Untersucht man hier ganz isolierte Deckschuppen trocken, so erscheinen sie rötlichgelb gefärbt, werden aber nach Verdrängung der Luft durch Alkohol wie jene der meisten Lycäniden fast ganz farblos. Im auffallenden Lichte zeigen sie dann denselben schönen goldgrünen Glanz, nur gelblicher wie die beiden anderen *Morpho*-Arten. Sie enthalten keine Spur körnigen Pigmentes.

Wie überaus verwickelt mitunter die optischen Schillereffekte zustande kommen, lehrt der Befund bei dem südamerikanischen *Morpho Peleides*, der sozusagen eine Vereinigung alles dessen bietet, was wir bisher kennen gelernt haben. Hier finden wir nicht weniger als zwei Lagen in verschiedenen Farben schillernder Schuppen übereinander, unter welchen sich noch eine dritte Lage dunkel pigmentierter Grundschuppen befindet. Dementsprechend ist auch der Schiller sehr wechselnd unter verschiedenen Bedingungen, wiewohl lange nicht so prächtig und gesättigt in der Farbe wie bei anderen Morphiden. In Lage I erscheinen in der Nähe eines Fensters bei ganz geradem Aufblick, die dem Beschauer zugekehrten (linken) Flügel blaß grünlichgelb mit schönem atlasartigen Glanze, während das andere (rechte) Flügelpaar dunkel, fast glanzlos und nur nach dem Fenster hin mit einem leichten schillernden Hauch überzogen erscheint. Aehnlich, nur etwas weniger grün (mehr blau) sehen alle vier Flügel aus, wenn man den Schmetterling um die Nadel als Achse von 90° dreht (Lage II). Lage III

bietet wieder genau dasselbe Bild wie Lage I, während Lage IV mit Lage II korrespondiert.

Wendet man dem Fenster den Rücken zu und hält man dann den Schmetterling gerade vor sich, so daß die Längsachse seines Körpers parallel zum Fenster verläuft, so erscheinen die Flügel matt glanzlos und wie mit weißbläulichem Reif überzogen. Dreht man das Tier jetzt um 90° (um die Nadel als Achse), so taucht wieder der grünliche Schiller auf und nur die Umgebung der Flügelwurzeln sieht ziemlich blau aus. Wendet man sich nun wieder dem Fenster zu, und blickt etwas schräg auf die Flügelflächen hin, so tritt das Blau sehr stark hervor und nur ein leichter Hauch von grünlichem Schiller liegt sozusagen darüber ausgebreitet und dämpft den Glanz der Farbe. Auch bei schrägem Aufblick läßt sich das Blau, welches, wie auch der Schmetterling in der Horizontalebene gelagert sein mag, immer hervortritt, nicht in Violett überführen.

Die Erklärung aller dieser Erscheinungen liefert sofort die mikroskopische Untersuchung. Mit Zeiß A erkennt man im auffallenden Lichte an oberflächlich lädierten Stellen sofort die beiden verschiedenen Lagen von Schillerschuppen, am deutlichsten in Lage I des Flügels, wobei die Längsachsen der Schuppen senkrecht zur Ebene des Fensters stehen und die Schuppenwurzeln nach diesem hin gerichtet sind. Das Bild, welches man dann erblickt, ist ein sehr eigentümliches. Zu oberst sieht man, in regelmäßige Querreihen geordnet, sehr breite, wie Glas durchsichtige Schuppen liegen, die sich in der Richtung der Längsachse teilweise überdecken. Jede weiter hinten gelegene Schuppe greift mit ihrem Vorderende etwa über ein Drittel der nächsten Vorderreihe hinüber. Auch seitlich sieht man diese Schuppen sich vielfach teilweise überdecken. Sowohl in bezug auf Form wie Lage erinnern sie auf den ersten Blick an jene von *Amblypodia Tamiris*. Hier wie dort erscheint in der angegebenen Lage das vordere Drittel der Schuppenfläche verdunkelt, während der Rest farbiges, und zwar im gegebenen Falle blaßgrünliches Licht reflektiert. Unter diesen, wie schon erwähnt, ganz durchsichtigen Schuppen treten nun an Stellen, wo dieselben zufällig entfernt wurden, andere hervor, die in bezug auf Form und Verhalten im wesentlichen den blauen Schillerschuppen der anderen *Morpho*-Arten entsprechen. Sie reflektieren in der angegebenen Lage grünliches Licht. Die streifige Verteilung der Farben ist dieselbe wie bei anderen Morphiden. Bringt man nun durch Drehen des Objekttisches den Flügel in Lage II, wobei die Schuppenachsen dem Fenster parallel verlaufen, so leuchten die Oberschuppen in ihrer ganzen Ausdehnung in einem blaßblaugrünlichen Licht, durch welches man die jetzt fast dunklen, nur hier und da etwas blau gefärbten Elemente der zweiten Schuppenlage durchschimmern sieht. Bei weiterem Drehen im Sinne des Uhrzeigers verdunkeln sich beide Schuppenlagen, aber nur die Elemente der tieferen Schichten werden bis auf den vordersten Rand ganz dunkel, an den Oberschuppen bleibt dagegen das ganze vordere Drittel mattleuchtend, wenn der Flügel in Lage III gekommen ist. In Lage IV endlich ist das Bild genau das Gegenstück von Lage I, soweit es sich um die Oberschuppen handelt. Die vorderen Drittel derselben leuchten sehr hell auf in grünlichweißem Lichte.

Die tiefere Schuppenlage erscheint aber noch dunkel, und hellt sich erst auf, wenn man noch weiter gegen die I. Lage hin um etwa 45° dreht. Dann ist das Blau dieser Schuppen intensiv und am reinsten. Kurz vorher erscheinen die Oberschuppen in ihrer ganzen Ausdehnung grünlich leuchtend.

Um über Form und Lageverhältnisse der Schuppen noch besseren Aufschluß zu erhalten, wenden wir uns zur Untersuchung isolierter trockener Schuppen. Man erkennt dann, daß die Oberschuppen durchsichtige, stark gewölbte Elemente darstellen, die etwa die Form einer halben Walnußschale besitzen und an der Oberfläche stark vorspringende, hohle, lufthaltige Rippen tragen, die sich leicht stellenweise ablösen. Im vorderen Drittel sind diese Schuppen besonders stark nach unten abgebogen. Bei schwacher Vergrößerung erscheinen die lufthaltigen Rippen im durchfallenden Licht blau, wo sie fehlen oder nicht lufthaltig sind, tritt dagegen ein gelblicher Farbenton hervor. Nach Zusatz von Alkohol werden diese Schuppen sofort absolut farblos. Die Elemente der tieferen Schuppenlage unterscheiden sich hinsichtlich ihres Baues nicht wesentlich von den blauschillernden Schuppen anderer Morphiden, es sei denn, daß man eine nicht unbeträchtliche Abknickung des vorderen Randbezirkes, die aber auch schon bei *M. Rhetenor* angedeutet ist, als Unterschied gelten lassen will.

Bei dem letzterwähnten Schmetterlinge äußert sich dies unter anderem dadurch, daß die Schuppen, im auffallenden Lichte in situ untersucht, in Lage IV, wobei die Wurzeln dem Beobachter zugekehrt sind und die Längsachse senkrecht zum Fenster steht, an ihren freien Vorderrändern in zierlichster Weise leuchtend blau gesäumt erscheinen, sonst aber ganz verdunkelt bleiben. Umgekehrt zeigen sie in Lage I einen tiefschwarzen Vorderrand.

Sehen wir nun zu, wie sich die beobachteten Reflexionserscheinungen wohl erklären lassen. Als Hauptunterschied zwischen *M. Peleides* und den anderen genannten *Morpho*-Arten ergibt sich vor allem der Umstand, daß dort das Maximum der Intensität des gespiegelten Lichtes in Lage II und III eintritt, während bei *M. Peleides* die den Schillerschuppen entsprechenden Elemente der zweiten Schuppenlage in den Hauptlagen II, III und IV dunkel erscheinen, und zwar in den beiden letzteren vollkommen, in II aber mit einem noch deutlichen Schimmer. Denken wir uns eine Schuppe von *M. Cypris* oder *Rhetenor* nicht nach Art eines Hohlziegels gewölbt, sondern ganz flach und der Schuppenebene dicht angeschmiegt, so würde offenbar bei schrägem Lichteinfall und geradem Aufblick in keiner der vier Hauptlagen ein farbiger Reflex bemerkbar werden, denn das unter großem Einfallswinkel gespiegelte Licht gelangt nicht ins Auge des Beobachters. Annähernd ist dies tatsächlich bei *M. Peleides* der Fall. Die relativ schwache Reflexion grünen Lichtes in Lage I erklärt sich durch eine geringe Neigung der Schuppenebene gegen die Ebene der Flügelmembran, und zwar in der Richtung nach der Flügelwurzel hin. Daß aber das reflektierte Licht grün und nicht blau erscheint, beruht offenbar darauf, daß nur solche Strahlen ins Auge des Beobachters gelangen können, die unter sehr

kleinem Einfallswinkel die spiegelnden Flächen treffen. Diese geringe Neigung der Schuppenebene in der angedeuteten Richtung läßt sich nun in der Tat sehr leicht feststellen, wenn man ein Flügelstückchen mit Alkohol imbibiert, wodurch die Oberschuppen infolge ihrer absoluten Durchsichtigkeit und Farblosigkeit völlig unsichtbar werden. Die darunter gelegenen stark pigmentierten „*Morpho*-Schuppen" aber werden hinreichend aufgehellt, um alle Details ihres Baues erkennen zu können. Man sieht sehr deutlich die parallelen Längsrippen sowie anscheinend eine feine verbindende Querrippung. Stellt man nun auf die Schuppenspitzen scharf ein, so muß man den Tubus beträchtlich senken, um die Gegend der Schuppenwurzel deutlich zu sehen. Auch läßt sich ohne weiteres erkennen, daß die Schuppen so gut wie gar nicht um die lange Achse gekrümmt sind, also fast ebene Plättchen darstellen. Es kommt aber noch ein anderes hinzu. Man findet regelmäßig, daß auch die beiden Längsseiten einer Schuppe nicht bei derselben Einstellung deutlich gesehen werden können, indem die eine merklich höher liegt als die andere, d. h. also jede Schuppe ist in der Richtung ihrer Querachse nicht unbeträchtlich, und zwar kopfwärts geneigt, wie wir es auch schon bei *M. Sulkowskyi* gesehen haben. Dadurch kommt es, daß die in Rede stehenden Schuppen in Lage II nicht völlig dunkel erscheinen, sondern mehr oder weniger blaues Licht reflektieren. Denn in diesem Falle ist die Schuppenebene nach dem Fenster hin geneigt, und zwar merklich stärker als in Lage I. Daß die Schuppen in Lage III und IV völlig (bis auf den Vorderrand) verdunkelt bleiben, versteht sich nach dem Gesagten von selbst.

Das abweichende Verhalten der durchsichtigen pigmentlosen Oberschuppen erklärt sich zur Genüge aus ihrer gewölbten Form sowie durch die schwache Abknickung des vorderen Drittels. Da sie im übrigen bezüglich ihrer Lage zur Flügelebene durchaus mit den Unterschuppen übereinstimmen, so ergibt sich ihr optisches Verhalten unter den gegebenen Bedingungen ganz von selbst und ich habe wohl kaum nötig, noch näher darauf einzugehen. Erwähnen will ich nur, daß, ganz in Uebereinstimmung mit der eben gegebenen Erklärung der Reflexionsphänomene in den vier Hauptlagen, die Intensität des von beiden Schuppenlagen zurückgeworfenen Lichtes sehr rasch und unter gleichzeitiger Aenderung des Farbentones in Blau bei den tieferen Schuppen zunimmt, wenn man ein Flügelstückchen aus einer der vier Hauptlagen gegen die Lichtquelle hin (das Fenster) durch entsprechendes Heben des Objektträgers in eine mehr und mehr geneigte Lage bringt, so daß nun auch solche Strahlen ins Auge gelangen können, welche die reflektierenden Flächen unter größerem Einfallswinkel treffen.

Man sieht, daß infolge der besonderen Form und Lage der Schillerschuppen bei *M. Peleides* das für die Morphiden sonst so charakteristische strahlende Blau mehr in den Hintergrund tritt und nur unter besonderen Bedingungen der Beleuchtung und Lage des Schmetterlings über den grünlichen Oberflächenschiller den Sieg davonträgt.

Aehnliche Verhältnisse wie bei der oberen Schuppenlage von *M. Peleides* scheinen nach den Angaben von M. Baer auch bei *Pa-*

pilio asterias (Oberseite der Hinterflügel) vorzukommen. Das Silberblau wird hier durch zwei übereinander gelagerte Schuppenarten erzeugt. „Die Schuppen der oberen Lage sind längsgestreift und vollkommen durchsichtig, nur am Stiele mit perlmutterartigem Schimmer. Wird nun aber die Unterlage verdunkelt, z. B. durch Berußen der Objektträgerunterseite oder einfacher durch Abhalten des durchfallenden Lichtes, so erscheinen sie schön blau. Diese dunkle Unterlage wird auf dem Falterflügel (wie fast in allen Fällen bei schillernden Schmetterlingen, B.) durch eine Lage dunkelbrauner Schuppen gebildet.“ (M. Baer.)

Bei *Morpho anaxibia* liegen nach M. Baer dem glänzenden Blau, wie bei *M. Peleides* dem Grünblau, zweierlei Schuppen zugrunde: „Stark durchscheinende, blaßrötliche, aber in Kanadabalsam vollkommen unsichtbare Schuppen, welche die gröbste Längsstreifung aufweisen, die überhaupt beobachtet wurde, und unter diesen schokoladebraune, fein längs- und quergestreifte Schuppen, deren Querstreifen wiederum aus kleinen Längsleistchen sich zusammensetzen.“ Die letzteren (Pigmentschuppen) erzeugen mit ihrer Oberseite ein prachtvolles optisches Blau. Aber auch die Schuppen der oberen Lage erzeugen auf dunklem Grunde für sich allein Farbenerscheinungen, „allein diese Farben sind bei weitem nicht so lebhaft als die Interferenzfarben der unteren Schuppenlage“. Baer vermutet daher, „daß die ersteren bloß dazu dienen, die von den unteren Schuppen ausgehenden Farben zu verstärken oder ihnen einen bestimmten Farbenton beizumischen, oder daß sie den außerordentlich lebhaften Glanz des Falters zu erhöhen bestimmt sind“.

Es wurde schon oben erwähnt, daß ein Lycäniden-Flügel (z. B. *Lycaena Bellargus*) unter Alkohol ebenfalls schillert, und zwar von Grün durch Blau zu Violett, wenn Licht unter immer größeren Einfallswinkeln reflektiert wird. Ungleich farbenprächtiger gestaltet sich, wie zu erwarten war, diese Erscheinung an *Morpho*-Arten. Bringt man beispielsweise ein Flügelstück von *M. Rhetenor* in ein Schälchen mit Alkohol und betrachtet dasselbe am Fenster am besten mit der Lupe gerade von oben, so erscheint es in geeigneter Lage prachtvoll goldgrün glänzend. Hebt man es nun von der Zimmerseite her immer unter Alkohol gegen die Lichtquelle, so daß seine Ebene gegen diese hin mehr und mehr geneigt wird, so beobachtet man (am besten bei Lage I oder III der Schuppen) einen ganz ähnlichen Farbenwechsel wie bei den am schönsten schillernden Käfern (z. B. *Sternocera*), vom Grün durch alle Nuancen des Blaugrün zum Blau bis zu einem prächtigen gesättigten Violett. In nichts unterscheiden sich diese Erscheinungen von dem Farbenschiller der Käfer. Bei *Morpho Peleides* geht unter gleichen Bedingungen der Farbenschiller noch viel weiter, indem sich offenbar beide Schuppenlagen daran bebeteiligen. Hier treten dann auch rotviolette (purpurne) Farbentöne, ja selbst reines Rot und Gelb als Schillerfarben auf.

In manchem Sinne als gerades Gegenstück zu den tieferen Schuppen von *Morpho Peleides* können jene von *Papilio Ulysses* aus Amboina gelten. Im geraden Aufblick erscheint das Blau auf den Flügeln des prachtvoll gezeichneten Falters in allen 4 Hauptlagen nahezu gleich hell, verändert sich aber in

Violett, wenn man, nach dem Fenster hingewendet, in irgendeiner Richtung schräg auf die Flügelebenen blickt. Dreht man dem Fenster dagegen den Rücken zu, so ändert sich unter sonst gleichen Bedingungen die Farbe in Grünblau.

Betrachtet man einen Flügel unter dem Mikroskop in auffallendem Lichte bei schwacher Vergrößerung, so bieten die im allgemeinen wie bei Morphiden geformten Schillerschuppen ein zierliches Bild. Schon mit Zeiß A erscheint in Lage I die ganze Schuppenfläche, mit Ausnahme des Vorderrandes, der wieder eine Strecke weit nach hintenüber gebogen ist, gegittert, indem sich kräftige Längsrippen mit ebenfalls ziemlich dicken und weit voneinander abstehenden Querrippen kreuzen, so daß, wie sich bei stärkerer Vergrößerung zeigt, annähernd rechteckige Feldchen (Maschenräume) entstehen, die nun ein lebhaftes blaues Licht ausstrahlen, wie schon Spuler ganz richtig beschrieben hat. Die Schuppenfläche gewinnt dadurch, nur sozusagen vergröbert, ein ähnliches Aussehen, wie wir es schon bei *Amblypodia Tamiris* kennen gelernt haben. Dreht man den Flügel dann in der Richtung des Uhrzeigers um 90°, so tritt eine nicht unerhebliche Verdunkelung ein und es bleiben eigentlich nur Längsreihen glänzend blauer Pünktchen sichtbar, die offenbar jenen Gittermaschen entsprechen. In Lage III leuchtet namentlich das Vorderende der Schuppen sehr intensiv, während Lage IV wieder fast ganz dem Bilde bei Lage II entspricht, nur ist die Intensität des reflektierten Lichtes beträchtlich größer.

Alles dies erklärt sich ganz einfach aus Form und Lage der Schuppen. Untersucht man ein mit Alkohol imbibiertes Flügelstückchen bei stärkerer Vergrößerung (Zeiß D), so läßt sich sofort folgendes feststellen: Jede Schillerschuppe ist zunächst nicht unbeträchtlich in der Richtung der langen Achse gebogen, sie erscheint ferner gegen den freien Außenrand des Flügels etwas aufgerichtet, so daß sie nach der Flügelwurzel zu geneigt ist. Endlich ist sie auch etwas um die Längsachse gekrümmt und in der Richtung der Querachse nach dem Körperende des Tieres hin geneigt. Im großen und ganzen haben wir es also hier mit einer Schuppenform zu tun, welche am meisten der der „Oberschuppen“ bei *Morpho Peleides* entspricht und wie diese in allen Lagen, wenn auch in wechselnder Stärke, leuchtend erscheinen, so ist es auch hier der Fall.

Die äußerst zierliche Skulptur der *Ulysses*-Schuppen tritt namentlich bei Beobachtung isolierter Elemente mit stärkeren Vergrößerungen hervor (Fig. 39). Trocken untersucht erscheinen sie ziemlich gesättigt dunkelgelb gefärbt, bei Benutzung mit Alkohol schlägt das Gelb sofort um in ein ganz unverkennbares aber etwas trübes Rosenrot. Man sieht auf das allerdeutlichste die eigentümliche durch die sich kreuzenden Längs- und Querrippen bedingte Netz- oder Gitterstruktur, wobei man den Eindruck erhält, als ob die obere Flügelmembran sich über jeder Gittermasche nach oben vorwölbte. Es würde dadurch der optische Effekt natürlich ganz wesentlich gesteigert. Wir werden später bei einer anderen schillernden *Papilio*-Art eine ganz analoge, nur noch ausgeprägtere Reliefbildung an der Schuppenoberseite kennen lernen.

Daß das vordere Schuppenende nach rückwärts, d. h. nach dem Außenrande des Flügels zu mehr oder weniger umgebogen ist, kommt,

wie die vorhergehenden Beispiele zeigen, ziemlich häufig vor, sehr viel seltener scheint das Umgekehrte der Fall zu sein. Ich habe bei einer Danaide aus Sikkim *Euploea Deione* ein Beispiel dafür kennen gelernt. Hier schillern nur allein die Vorderflügel und zwar in dunkelblauer Farbe. Bei geradem Aufblick von oben her ist aber die Erscheinung ausschließlich an die erste Hauptlage des betreffenden Flügels geknüpft. In keiner anderen Stellung ist, wenn die Flügelebene wirklich genau horizontal liegt, auch nur die geringste Spur von Schiller zu bemerken. Der Schmetterling sieht dann matt dunkelbraun aus. Blickt man in der Nähe des Fensters, mit dem Gesichte diesem zugewendet, schräg auf

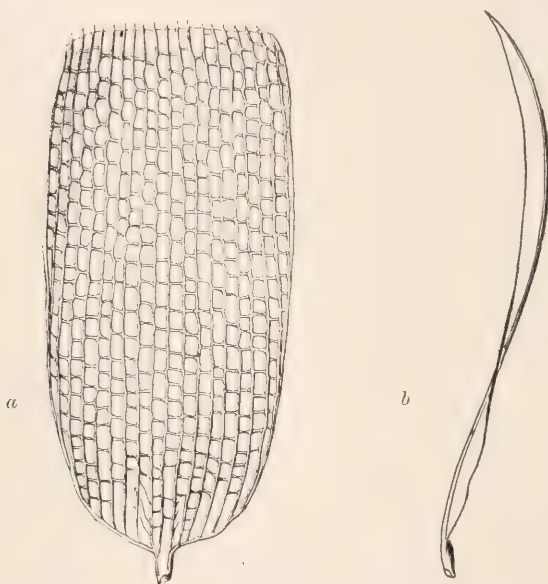


Fig. 39. *Papilio Ulysses.* a) Schillerschuppe. b) Dieselbe von der Seite gesehen.

die Flügel hin, so tritt in gar keiner Lage farbiger Schiller auf. Dreht man aber dem Fenster den Rücken zu, so erscheint, wenn der Körper des Falters der Ebene des Fensters parallel verläuft, immer nur der Vorderflügel schillernd, dessen Außenrand vom Lichte abgekehrt ist.

Betrachtet man nun ein Stückchen der sonst sehr undurchsichtigen Flügel nach Zusatz von Chloroform, so läßt sich durch Heben und Senken des Tubus leicht feststellen, daß die breiten, schaufelförmigen Schillerschuppen nach vorn, d. h. nach der Flügelwurzel hin umgebogen sind und zwar besonders stark am freien Vorderrande. Außerdem ist jede dieser Schuppen wieder von der Flügelebene schräg aufgerichtet, derart, daß die Schuppenfläche nach der Schuppenwurzel hin geneigt verläuft.

Es ist nun klar und läßt sich mittels eines entsprechend gebogenen Papiermodells leicht anschaulich machen, daß da die Schuppen außerdem eben, d. h. nicht um ihre Längsachse gebogen sind, und da auch die Querachse der Flügelebene parallel verläuft, reflektiertes

Licht nur dann ins Auge des gerade von oben auf sie blickenden Beobachters gelangen kann, wenn sie sich in Lage I befinden, d. h. wenn die Schuppenwurzel dem Fenster, der Vorderrand aber dem Beschauer zugekehrt ist.

Ganz ähnlich verhält es sich auch bei der zu den Nymphaliden gehörigen *Hypolymnas Bolina* aus Amboina. Hier trägt das Männchen auf jedem der vier ganz dunkelbraunen Flügel in der Mitte einen weißen, von einem mattblau schillernden Hof umgebenen Fleck. Der Hof erscheint wieder nur in I. und andeutungsweise in II. Lage, in III. und IV. Lage fehlt jede Spur von Schiller. Unter dem Mikroskop (Zeiß A) sieht man im auffallenden Licht in Lage I nur einen mittleren Schuppenbezirk in Form eines ziemlich breiten Querbandes matt dunkelblau schimmern, während das vordere Drittel sowie die Basis dunkel bleiben. In jeder anderen Lage fehlt der an sich schwache blaue Schiller gänzlich. In Lage II und IV erscheinen die Schuppenspitzen dunkel, der Rest schimmert in ganz schwach bläulichgrauem Licht. Zwischen Lage I und IV gibt es eine Stellung (bei etwa 45° Neigung), wo mit Ausnahme des vorderen Drittels die ganze Schuppenfläche mattblau erscheint.

Die beiden zuletzt besprochenen Fälle sind aus dem Grunde von besonderem Interesse, weil sie direkt zum Verständnis des Schillerphänomens bei unserem einheimischen „Schillerfalter“ (*Apatura Iris*) hinführen, wo diese so auffallende optische Erscheinung schon mehrfach Gegenstand optischer Erörterungen gewesen ist.

Schon in der Einleitung wurde erwähnt, daß bereits Rösel mit seinen stärksten Vergrößerungen die schillernden Schuppen unserer *Apatura*-Arten untersucht hat und dabei zu der sonderbaren Ansicht kam, daß quer über die Schuppen ungefähr dreiseitigen Prismen ähnliche Gebilde zögen; von den beiden oberflächlichen Seiten dieser Leisten seien die einen braun die anderen blau. Je nach der Stellung des Beschauers sehe dieser das eine Mal überwiegend die blauen, das andere Mal die braunen Flächen, und daher komme eben das Schillern. Wenn auch natürlich diese Auffassung sich sehr bald als unhaltbar erwies, so hat man doch auch in der Folge der Skulptur der Schuppenoberfläche die wesentlichste Bedeutung für das Zustandekommen der Schillerfarbe zugeschrieben. So vertritt Arnold Spuler die Meinung, daß speziell mit Rücksicht auf die Apaturiden die Erscheinung der farbigen Reflexion durch „kleine kegelförmige Zäpfchen“ bedingt werde, welche auf der Schuppenoberfläche in Längsreihen angeordnet sind (Rippen). Diese „Höckerleistchen“ sollen bei schillernden Schuppen „enger aneinander stehen, als bei den anderen, bei der tropischen *Apatura seraphina* mit ihrem viel intensiveren Farbenspiel, viel dichter als bei den matteren einheimischen Arten“. „Fällt das Licht von der Wurzel ein, so erscheinen die in Betracht kommenden Schuppen blau, sonst rot bis schwarzbraun, wie schon Rösel richtig beobachtet hatte; bei *Apatura seraphina* im ersteren Falle blau, sonst teils schwarzbraun, teils an dem Ende, nach der Lichtrichtung verschieden weit, strahlend grün“. Leider war mir die erste Arbeit von Spuler in der Stettiner Entomologischen Zeitung vom Jahre 1890 nicht zugänglich und ich kenne daher auch die Gründe nicht, die ihn, wie er in seiner 2. Abhandlung in den Zoolog. Jahrb. von Spengel, Bd. 8, 1895, mitteilt, bestimmten, anzunehmen, „daß an den Kegelleistchen das Phänomen stattfinden muß“.

Auch ist mir nicht klar geworden, wie SPULER diesen Satz mit Bestimmtheit aufstellt und kurz vorher (p. 525) ausdrücklich hervorhebt, „daß bei den irisierenden und metallglänzenden Schuppen die Leistchen auf der Vorderplatte nicht in Höckerchen gegliedert sind". Zwischen Irisieren und Schillern besteht aber kein prinzipieller Unterschied und außerdem konnte ich mich von dem Vorhandensein solcher „Höckerleistchen", wie sie SPULER beschreibt, bei der großen Mehrzahl schillernder Schuppen nicht überzeugen.

Später hat sich dann noch M. BAER über den blauen Schiller von *Apatura* (*iris*) geäußert (l. c.) und gelangte zu gleicher Ansicht über den Bau der Schuppen und das Zustandekommen des Schillers wie SPULER. „Die trockenen Schuppen erstrahlen bei schwacher Vergrößerung in einem prachtvoll glänzenden Veilchenblau, vorausgesetzt, daß das Objekt so gelagert ist, daß das Licht so ziemlich von der Stielseite der Schuppe her einfällt, unter einem Winkel von mindestens 45^{0}. Bei veränderter Einfallsrichtung der Lichtstrahlen, sodann — wie alle Interferenzfarben — in Kanadabalsam und im durchfallenden Licht verschwindet das Blau und macht der wirklichen Farbe der Schuppe, matt schokoladenbraun, Platz. Die Schuppen tragen auf ihrer Oberfläche dicht gestellte Längsreihen zarter, kegelförmiger Chitinhöckerchen, in denen ausschließlich das diffuse Pigment vorhanden ist. Die untere Schicht der Schuppe ist vollkommen farblos und durchsichtig. Es liegt also hier die dunkle Pigmentschicht über der durchsichtigen und deshalb nehme ich (BAER), in Uebereinstimmung mit SPULER an, daß die farbige Zerlegung des Lichtes (Schillern) an den Skulpturen erfolgt."

Worauf aber das Verhalten bei verschiedener Einfallsrichtung der Lichtstrahlen beruht, gelang weder SPULER noch M. BAER herauszufinden. Der letztere äußert sich hierüber, wie folgt: „Ich habe die Schuppen dieses Falters (*A. Iris*) lange und sorgfältig untersucht, ohne daß es mir gelungen wäre, etwas Neues herauszufinden; und doch vermute ich, daß sich zuletzt das Verhalten bei verschiedener Einfallsrichtung der Lichtstrahlen auf ganz einfache Einrichtungen zurückführen läßt."

Die in der Tat ganz einfache Lösung des Problems hat bereits B. WALTER gefunden. Er weist darauf hin, „daß die das farbige Licht reflektierende Oberfläche der Schuppen mit der Fläche des Flügels oft einen ziemlich großen Winkel bildet. In solchen Fällen sind dann das Auftreten und die Veränderungen des Farbenschillers mit dem Einfallswinkel natürlich nicht symmetrisch zur Flügelfläche." Die im vorstehenden mitgeteilten Tatsachen liefern eine Fülle von Belegen für die Richtigkeit dieser Deutung. B. WALTER hat nun auch schon speziell darauf hingewiesen, daß „bei unserem einheimischen Schillerfalter (*Apatura Iris*), sowie auch bei mehreren *Hypolimnas*-Arten die schillernden Schuppen an ihren freien Enden nach oben hin umgebogen sind, so daß deswegen der Glanz nur dann entstehen und beobachtet werden kann, wenn sowohl die Lichtquelle wie auch das beobachtende Auge sich auf der Seite der Stiele der Schuppen befinden." (B. WALTER.)

Da ich bezüglich *Apatura* die Angaben der vorgenannten Autoren in allen wesentlichen Punkten nur bestätigen kann, so darf ich mich bei Beschreibung meiner eigenen Befunde sehr kurz fassen. Es stand

mir *Apatura Ilia* var. *Clystie* (Deutschland) und *Apatura cherubina* aus Südamerika zur Verfügung.

Bei der ersteren tritt der veilchenfarbige Schiller bei geradem Aufblick nur in Lage I hervor, fehlt aber in den drei anderen Hauptlagen vollkommen. In schrägem Aufblick ist von Schillern überhaupt nichts zu bemerken. Auch bei mikroskopischer Untersuchung erscheinen natürlich die Schuppen nur in Lage I violett leuchtend, sonst aber dunkel. Wird ein Flügelstückchen mit Chloroform aufgehellt und im durchfallenden Lichte bei starker Vergrößerung untersucht, so läßt sich durch wechselnde Einstellung sehr leicht die nach vorn und oben gerichtete Umbiegung der Schuppenenden, sowie auch die Aufrichtung und Schrägstellung der ganzen Schuppen erkennen. Die Querachsen erscheinen kopfwärts geneigt. Auf den feineren Bau der Schuppen komme ich später noch zurück, hier sei nur erwähnt, daß bei genügend starker Vergrößerung (Zeiß, homogene Immersion $^1/_{12}$, Apochrom. Okul.) die Oberfläche durch dicht gestellte Längsreihen kleiner, stark lichtbrechender Zäpfchen ausgezeichnet erscheint, welche hier offenbar den glatten Längsrippen in vielen anderen Fällen entsprechen, und daß ferner im Schuppenhohlraum runde dunkelbraune Pigmentkügelchen in großer Zahl liegen.

Mit die schönsten, aber auch raffiniertesten und in ihren Einzelheiten nicht leicht aufzuklärenden Schillereffekte bietet die südamerikanische *Apatura cherubina.*

Betrachtet man den Schmetterling bei Horizontallage aller vier Flügel in der Nähe eines Fensters gerade von oben herab, während er sich in Lage I befindet, so erscheint auf jedem Flügel gerade in der Mitte je ein breiter, von vorn nach hinten gerichteter bandförmiger Fleck oder Streif.

Die Farbe ist auf den dem Beobachter zugewendeten (linken) Flügeln ein leuchtendes Goldgrün, rechts dagegen ein ganz mattes Gelbgrün. Bringt man nun den Falter durch Drehung um die Nadel im Sinne des Uhrzeigers in Lage II, so erscheinen alle vier Binden ziemlich matt gelbgrün. Lage III entspricht durchaus Lage I, desgleichen korrespondieren Lage II und IV. Blickt man von der Zimmerseite her schräg auf die horizontalen Flügelflächen, so geht in jeder der vier Hauptlagen das Gelbgrün im geraden Aufblick zunächst in ein mattes Blau und schließlich in Violett über. Nur in dem Falle, wenn man bei Lage I oder III des Falters in der Richtung einer Linie, die etwa die Spitze eines Hinterflügels mit der Spitze des gekreuzten Vorderflügels verbindet und daher einen Winkel von etwa 45° mit der Längsachse des Körpers bildet (am gespannten Falter), schräg hinblickt und zwar von vorn nach hinten, dann erscheinen die Binden auf den vom Beschauer abgewendeten Flügeln glänzend himmelblau und zwar um so intensiver, je schräger man hinblickt.

Von dem Glanz aber, welchen Schillerfarben unter günstigen Bedingungen überhaupt zeigen können, und von der Farbenpracht, welche dann hervorgerufen wird, erhält man erst einen richtigen Begriff, wenn man ein Exemplar des in Rede stehenden Schmetterlings in den vier Hauptlagen (bei horizontal liegenden Flügelebenen) gerade vor sich hält, während man, am Fenster stehend, diesem den Rücken zukehrt. In Lage I erscheinen dann die Farben auf den abgewendeten Flügeln bei nicht allzu schrägem Aufblick strahlend

goldgrün, umgeben von einem leuchtenden blauen Hof. Blickt man sehr schräg auf die Flächen hin, so bemerkt man fast nur noch diesen Hof, während die goldgrünen Bänder sich größtenteils verdunkeln. Dieselben Erscheinungen treten in gleicher Pracht an allen vier Flügeln gleichzeitig auf, wenn man den Falter unter sonst gleichen Bedingungen in Lage II bringt. Lage III entspricht natürlich vollkommen Lage I. In Lage IV dagegen sind alle Schillerphänomene fast völlig verschwunden.

Genau dieselben Erscheinungen kann man sich auch dann zur Anschauung bringen, wenn man, vor einem Fenstertische sitzend, den dem Lichte zugewendeten Schmetterling aus Lage I, III oder IV stark gegen sich neigt, so daß die Flügelflächen nun wieder von sehr schräg einfallendem Lichte getroffen werden.

Bei mikroskopischer Untersuchung (Zeiß A) sieht man bei Einstellung auf das grüne Farbenband des linken Hinterflügels eines in I. Lage befindlichen Falters ein ähnliches Bild wie bei *Amblypodia Tomiris*, d. h. jede einzelne Schuppe ist durch ein lebhaft goldgrün glänzendes, vorn scharf begrenztes, nach hinten verwaschenes Querband geziert. Die sehr schiefe Lage dieser Querbänder (ihre Richtung schneidet die Körperachse etwa unter einem Winkel von 45°) zeigt aber auch sofort, daß die Längsachsen der Schuppen nicht parallel der Symmetrieebene des Mikroskopes verlaufen, sondern diese ebenfalls unter einem Winkel von etwa 45° schneiden, da ja die Farbenbänder die Schuppenachsen rechtwinklig überkreuzen. Diese letzteren verlaufen also in Wirklichkeit in der angegebenen Flügellage annähernd parallel der Flügelachse (Linie von der Flügelwurzel nach der Mitte des Außenrandes). Dies ist, wenn auch nicht immer genau, auch bei anderen schillernden Schmetterlingen der Fall, so daß man also eigentlich zwischen Lage I des ganzen Schmetterlings und des einzelnen Flügels bzw. der einzelnen Schuppe unterscheiden muß. Die Flügelachsen sind eben beim gespannten Falter etwa um 45° gegen die Körperachse geneigt, werden aber bei I. Lage des einzelnen Flügels als in der Symmetrieebene des Mikroskopes (bzw. ihr parallel) liegend vorausgesetzt. Es ist daher zweifellos das Vorderende dieser Schuppen wie bei *Amblypodia* und anderen schillernden Faltern nach hinten und unten abgebogen. Dreht man nun den Objekttisch in der Richtung des Uhrzeigers, so tritt, wenn die Schuppen selbst in Lage I gekommen sind, d. h. wenn ihre Längsachse senkrecht zur Ebene des Fensters steht und parallel zur Symmetrieebene des Mikroskopes verläuft, unterhalb des grünen Querbandes blauer Schiller auf.

Dies bleibt auch noch so in Lage II des ganzen Schmetterlings. Hat dieser aber Lage III erreicht, so sind die grünen Querbinden sehr verschmälert, dagegen schimmern die umgebogenen Vorderenden der Schuppen in einem matten Violett, welches wieder fast gänzlich erlischt, wenn die Schuppen in Lage III gekommen sind. In Lage IV des Falters sind die grünen Querbänder sehr weit nach vorn gerückt und liegen nun im Bereich des abgebogenen Teiles, der endlich blau aufleuchtet (noch hier und da untermischt mit Goldgrün), sobald die Schuppen selbst sich in Lage IV befinden. Im Bezirk des oben erwähnten Hofes bleibt aber unter den gegebenen Umständen bei Horizontallage der Flügel alles dunkel. Hebt man aber

den in I. Lage auf dem Objekttisch befindlichen Schmetterling vom Fenster her gegen den Beobachter, so daß die Ebenen der diesem zugewandten Flügel zimmerwärts stark geneigt liegen, und stellt jetzt auf den Hofbezirk ein, so sieht man hier allenthalben tiefblaue Schuppen aufleuchten.

Man wird nach allem früher Gesagten nicht zweifeln können, daß alle diese Erscheinungen im wesentlichen nur durch Form und Lage der betreffenden Schuppen bewirkt werden, und obschon ich das mir zur Verfügung gestellte Exemplar des prächtigen Schmetterlings nicht beschädigen wollte, so möchte ich mich doch wenigstens vermutungsweise über die wahrscheinliche Lage der Schuppen zur Flügelebene äußern. Die nach hinten abgebogenen Schuppen mit den im geraden Aufblick in günstiger Lage (I oder II) hell-goldgrün schillernden mittleren Farbenbinden müssen sehr steil aufgerichtet stehen, denn nur so ist es erklärlich, warum der Schiller an Glanz und Sättigung der Farbe so sehr zunimmt, wenn man die Flügel in Lage I gegen den Beschauer zu vom Lichte weg neigt oder, mit dem Rücken dem Fenster zugewandt, schräg auf die dem Zimmer zugekehrten Flügel blickt. Noch wesentlich stärker (nahezu senkrecht) aufgerichtet müssen aber wohl die im geraden Aufblick völlig dunklen, blau schillernden Schuppen des „Hofes" sein, deren Form, soweit ich sehen konnnte, muschelförmig ist mit nach vorn übergebogenen (der Flügelwurzel zugekehrten) Vorderenden. Denn nur unter dieser Voraussetzung wird es erklärlich, daß der Schiller immer erst hervortritt, wenn die Längsachse dieser Schuppen (in Lage I) mit ihrem Vorderende vom Lichte weggeneigt wird, je mehr desto besser. Da sie aber auch dann blaues Licht ausstrahlen, wenn man, mit dem Gesicht dem Zimmer zugewendet, schräg auf die horizontalen Flügelebenen blickt, während die Körperachse des Tieres senkrecht zur Ebene des Fensters steht und der Kopf diesem zugekehrt ist, so müssen die Schuppen zugleich auch schräg gestellt sein, indem ihre Querachsen nach hinten geneigt liegen. Auf Einzelheiten, namentlich mit Rücksicht auf den vielfachen Wechsel des Farbentons in verschiedenen Lagen, möchte ich nicht näher eingehen, ehe nicht eine genauere Untersuchung der Form- und Lageverhältnisse dieser Schuppen vorliegt.

Es war bisher fast nur von blauem oder violettem Schiller die Rede, und in der Tat sind dies die am weitesten verbreiteten Schillerfarben. Sehr viel seltener kommt Grün wenigstens in reineren Tönen vor. Aber auch in solchen Fällen handelt es sich oft, wie die genauere Untersuchung zeigt, nicht sowohl um wirklich grünen Schiller, sondern ist es nur optisches Blau, dessen Wirkung sich mit gelben oder gelbrötlichen Pigmenten kombiniert und so erst den Eindruck des Grün hervorbringt. Es sind namentlich verschiedene *Papilio*-Arten, welche hier eine große Mannigfaltigkeit der Verhältnisse darbieten.

Papitio Arjuna var. *Gandavensis* (Java) zeigt auf den Hinterflügeln je einen gelbgrün matt schillernden Fleck, von der Form eines sphärischen Dreieckes. Dieser Fleck erscheint an den horizontal liegenden Flügeln bei geradem Aufblick in allen Lagen gleich hell und gleich gefärbt (gelbgrün). Blickt man nun auf die Ebene eines in Lage I befindlichen Flügels mehr und mehr schräg hin, so geht das Gelbgrün zunächst in reines Grün,

dieses dann in Blaugrün, Blau und endlich in ein schönes gesättigtes Violett über, welches letztere auch bei fast horizontaler Blickrichtung noch bestehen bleibt. Wir begegnen also hier wieder derselben Farbenfolge des Schillers bei zunehmend schrägem Lichteinfall, wie in allen früheren Fällen sowohl bei Käfern wie Schmetterlingen (*Morpho*- und *Lycaena*-Arten unter Alkohol). Untersucht man die Schuppen in situ mit dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung (Zeiß A) oder mit D und dem Vertikal-Illuminator, so bieten sie ein ganz ähnliches Bild in Grün wie *P. Ulysses* in Blau. Jede der nach der freien Oberfläche zu teils konvexen, teils konvex gewölbten Schuppen (Fig. 40) zeigt 6 lebhaft grün glänzende leuchtende Längslinien, die, in verhältnismäßig großen Abständen parallel nebeneinander

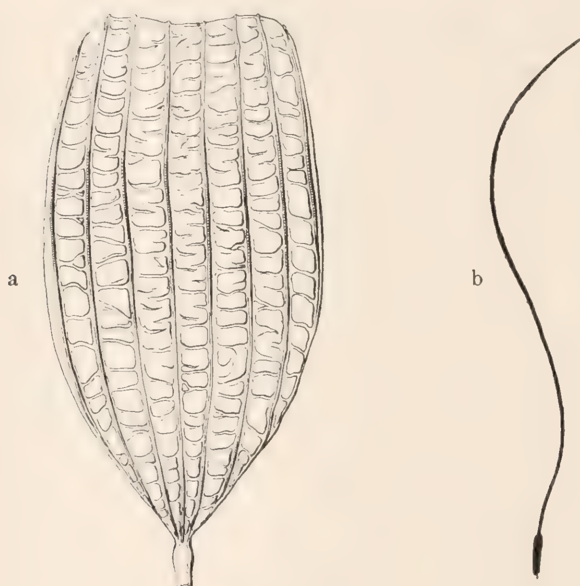


Fig. 40. *Papilio Arjuna.* a Schillerschuppe. b Längsschnitt einer solchen.

verlaufend, nicht kontinuierlich, sondern vielfach der Quere nach unterbrochen sind, so daß sie das Aussehen zarter grün leuchtender Perlenschnüre darbieten. Bei genauerem Zusehen erkennt man, daß es sich um dicke dunkle Längsrippen handelt, welche durch ebensolche Querrippen miteinander verbunden sind. Die zwischen den letzteren frei bleibenden kleinen Flächen leuchten nun in der angegebenen Weise grün. Auch hier tritt keine erhebliche Aenderung der Farbe und Helligkeit ein, wenn man den Objekttisch dreht. Die Erklärung dieses Verhaltens ergibt sich wieder aus der Form der Schuppen sehr einfach.

Für die durch die beigegebene Abbildung (Fig. 40 b) erläuterte Form der Schuppen ist namentlich auch die Verteilung des grünen Schillers auf der Oberfläche in verschiedenen Lagen der ganz isolierten auf dem Objektträger liegenden trockenen Elemente charakteristisch. So erscheint in Lage I der ganze mittlere Schuppenteil schillernd

mit Ausnahme des Vorderendes und der Basis, während in Lage III gerade das Umgekehrte der Fall ist, so daß in der Mitte der Schuppe ein breites dunkles Querband auftritt.

Isoliert und im durchfallenden Licht bei stärkerer Vergrößerung (Zeiß D genügt), erscheint jede einzelne Schillerschuppe rötlichgelb gefärbt. Ihre stark gewölbte Oberfläche ist von 6—8 dunklen Längsrippen durchzogen, welche in weiten Abständen Querästchen abgeben, die sich aber an den meisten Stellen nicht zu ganzen Quersprossen verbinden, sondern wechselständig etwa nur bis zur Hälfte der Rippenzwischenräume vorragen. Die in diesem groben Gitterwerk ausgespannte Schuppenmembran ist nun in den Gittermaschen etwas stärker hervorgewölbt, so daß ein Relief entsteht, vergleichbar den Windungen und Furchen der Großhirnoberfläche (Fig. 40a). Die Wechselständigkeit der Rippenseitensprossen bedingt es, daß häufig zwischen je zwei Längsrippen stellenweise die Membran der Schuppen in Form eines wellenartig geschlängelten Wulstes verläuft. So kommt es, daß im ganzen genommen die Oberfläche einer solchen Schuppe ein faltiges, wie zerknittertes Aussehen darbietet, was natürlich auf den Farbenton des reflektierten Lichtes in einer gegebenen Lage der Schuppenfläche nicht ohne Einfluß bleiben kann. In der Tat erkennt man auch im durchfallenden Lichte, daß die Faltenrücken nicht die gleiche Farbe zeigen, wie die Faltentäler und die abfallenden Seitenflächen. In der Regel erscheinen die ersteren, d. h. das Zentrum jedes gefärbten Feldchens blaß blau, daran schließt sich nach außen eine rötliche Ringzone, die wieder gelb umsäumt erscheint. Läßt man Alkohol zufließen, so ändert die Gesamtfärbung mehr nach dem Gelb hin.

Einem ganz gleichartigen Verhalten der Deckschuppen begegnen wir auch noch an dem grünen schillernden Außenfleck der Hinterflügel von *Papilio Ganera* aus dem Himalaya, desgleichen bei *P. Buddha* aus Malacca, bei welchem genau derselbe Schiller aus Gelbgrün über Grün und Blau nach Violett, nur noch viel farbenprächtiger zu beobachten ist, wie bei *P. Arjuna.* Wesentlich anders verhalten sich die ebenfalls grünen Schuppen von *Ornithoptera Pegasus* (Neu-Guinea). Betrachtet man einen der auf der Ober- und Unterseite fast gleichmäßig mattgrün erscheinenden Hinterflügel bei horizontaler Lage gerade von oben, so erscheint er, wie man ihn auch in der Horizontalebene drehen mag, immer gleich. Blickt man aber etwas schräg auf die Fläche, so mischt sich dem Grün immer mehr Blau bei, doch kommt es nicht, wie in den vorerwähnten Fällen, zu einem völligen Umschlag, sondern der Flügel wird erst glanzlos braungrau und schließlich bei sehr schrägem Aufblick, namentlich in der Richtung der Achse rotbraun seidenartig glänzend. Mit Zeiß A im auffallenden Lichte untersucht, erscheinen die Schuppen in der I. Hauptlage (Schuppenwurzel dem Fenster zugekehrt, die Längsachse senkrecht zur Ebene des Fensters) bis auf die Spitzen schön hellgrün. Hat man um 180° gedreht, so kehrt sich auch die Lichtverteilung gerade um, indem nun (Lage III) die Spitzen grün leuchten, der Rest der Schuppen aber verdunkelt ist. In Lage II und IV leuchtet die ganze überhaupt sichtbare Schuppenfläche. Schon hieraus geht hervor und es lehrt es unmittelbar der Anblick, daß die spangenförmigen Schuppen in der Richtung ihrer Längsachse stark zusammengebogen sind. Noch viel deutlicher

tritt dies bei Beobachtung mit dem Vertikal-Illuminator (Zeiß D) hervor, wo die Schuppen einen überaus prächtigen Anblick gewähren. Ueberall sieht man zwischen sehr dicht gestellten dunklen Längslinien das hellgrüne Licht hervorleuchten, am intensivsten an dem direkt bestrahlten, konvex nach oben gekrümmten Schuppenrücken, am schwächsten an Spitze und Basis.

Isoliert untersucht, erscheinen die schwarzen, undurchsichtigen Grundschuppen als fast quadratische am freien Rande gezackte Blättchen, während im auffallenden Lichte grasgrüne Deckschuppen im durchfallenden Licht blutrot gefärbt erscheinen. Bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen erhält man den Eindruck, als ob diese Färbung von körnigen Einlagerungen herrührte, während die Grundsubstanz der Schuppenmembran dazwischen homogen gelb gefärbt erscheint, wie sich besonders nach Zusatz von Alkohol zeigt, wo die roten Fleckchen nur in einzelnen Schuppen erhalten bleiben, dann aber nur um so deutlicher hervortreten, während die große Mehrzahl der Deckschuppen homogen gelblich erscheint. Auch in Glyzerin zeigen sich dieselben diffus hellgelb gefärbt. Daß die roten anscheinenden Körnchen nicht etwa gelöst werden, ergibt sich daraus, daß sie beim Trocknen wieder erscheinen.

Betrachtet man eine einzelne mit Alkohol imbibierte Schuppe im auffallenden Lichte in Lage II oder IV (Längsachse parallel dem Fenster), so erscheint die dem Lichte zugewendete Hälfte wie körnig gelb, die andere aber homogen bläulich. Auch in Chloroform sind die Deckschuppen homogen gelb ohne Spur von Rot (kanariengelb), der gelbe (resp. blaue) Schiller ist wesentlich schwächer als unter Alkohol und fehlt unter Chloroform vollkommen; im durchfallenden Licht erscheinen die Schuppen auch in diesem Fall schön hellgelb.

Das geschilderte Verhalten dieser Schuppen spricht offenbar nicht dafür, daß, wie es auf den ersten Blick scheinen könnte, rotes Pigment darin enthalten ist, sondern ich muß nach aller Analogie vielmehr schließen, daß jene ohnedies sehr wenig scharf begrenzten und durch die dichte Längsrippung noch unklarer gemachten roten Fleckchen nichts anderes sind, als kleine Bezirke der oberen Schuppenmembran, welche im auffallenden Lichte grün schillern und daher im durchgehenden komplementär rot erscheinen. Man erinnere sich nur der viel durchsichtigeren Fälle, wo, wie beispielsweise bei *Amblypodia* oder *Papilio Ulysses*, scharf umgrenzte Flächenbezirke blau schillern, desgleichen der schon sehr schwer erkennbaren, sicherlich aber im wesentlichen gleichen Oberflächenskulptur der Schuppen verschiedener *Lycaena*-Arten, die im auffallenden Lichte auch wie mit glitzernden Körnchen bedeckt erscheinen.

Den merkwürdigsten Effekt einer Kombination von Pigment- und Schillerfarbe habe ich unter den mir zur Verfügung stehenden Schmetterlingen bei *Papilio Pyrocles* (Columbien) beobachtet. Der gleichmäßig mattschwarze Falter trägt auf den Hinterflügeln je 3 blutrote Flecken. Man würde denselben durchaus nicht ansehen, daß sie unter gewissen Bedingungen zu schillern vermögen, denn sie sind zwar sehr intensiv und lebhaft gefärbt, zeigen aber nicht die Spur von Glanz, wenn man in beliebiger Lage gerade von oben darauf blickt. Neigt man aber einen in Lage I befindlichen Hinterflügel

vom Fenster her gegen sich zu, so daß die Flügelebene zimmerwärts schräg abfällt, oder blickt man bei Horizontallage des Flügels in der Richtung seiner Achse schräg auf die Fläche desselben und zwar von der Wurzel nach der Mitte des Außenrandes hin, während man den Rücken dem Fenster zukehrt, so erscheinen die vorher roten Flecken strahlend hell und zwar in einer gewissen Lage fast rein weiß; es mischt sich dann bei kleinen Verschiebungen entweder mehr Gelb (Gelbrötlich) oder Grün (Blaugrün) dem Weiß bei: untersucht man mit Zeiß A im auffallenden Licht, so leuchten die in Horizontallage matt rot erscheinenden zungenförmigen Schuppen bei entsprechender Neigung des Flügels lebhaft auf und zwar in blaugrüner, stellenweise mehr violetter Farbe. Man kann unter diesen Umständen das Objekt nicht in diejenige Lage bringen, wo die Schuppen weiß erscheinen. Ich bin nun geneigt die Erscheinung so zu deuten, daß die bei günstiger Einfallsrichtung des Lichtes auftretende (blaugrüne) Schillerfarbe dem in den Schuppen enthaltenen (roten) Pigment komplementär ist, so daß sich aus dem Zusammenwirken beider jenes glänzende bald mehr ins Gelbe bald mehr ins Blaue spielende Weiß ergibt. Dagegen verdanken die herrlichen und zugleich überaus mannigfaltigen Schillerfarben, mit welchen sowohl die Ober- wie auch die Unterseite der Hinterflügel von *Urania Croesus* (Ostafrika) geschmückt sind, ihre Entstehung sicher nur zum allergeringsten Teil dem Zusammenwirken von optischen und Pigmentfarben. In bezug auf Mannigfaltigkeit der Farben, welche hier auf verhältnismäßig kleinem Raume zusammengedrängt sind, dürfte es kaum ein zweites schöneres Beispiel geben.

Die Vorderflügel sind oben und unten schwarz und grün gebändert. Das Grün geht bei geradem Aufblick über in Rötlichgelb (Orange), bei schräger Betrachtung in Blaugrün und Blau. Auf den Hinterflügeln sind außer diesen Farben noch ein bei Schmetterlingen sonst sehr seltenes glänzendes Gelbrot[1]), sowie Hellgelb und Violett vertreten. Immer konstatiert man wieder die durchgehende Regel, daß mit zunehmendem Einfallswinkel des Lichtes die Farben sich in der Richtung vom weniger brechbaren (roten) Ende des Spektrums nach dem Violett hin verschieben. Wie bei vielen Käfern durchlaufen hier einzelne Stellen unter den erwähnten Umständen fast die ganze Reihe der Spektralfarben.

Keine Beschreibung würde die leuchtenden Farben zu schildern vermögen, welche derartige Schuppen im auffallenden Licht unter dem Mikroskop darbieten, sowie die Mannigfaltigkeit ihrer Veränderungen, wenn sich beim Drehen des Objekttisches die Schuppen in immer wechselnder Lage dem Lichte darbieten. Stellt man in erster Schuppenlage auf eine goldrote Partie ein, so erscheinen die, wie man sofort sieht, namentlich am Vorderende stark in der Richtung der Längsachse konvex gebogenen spangenförmigen Schuppen größtenteils glänzend kupferrot mit Ausnahme des vorderen widerhakenförmig nach vorn und unten umgebogenen Endes. Das

1) Man darf hier nicht an das Gelbrot unseres Dukatenfalters und seiner nächsten Verwandten denken. Denn dieses ist keine eigentliche Schillerfarbe, sondern entsteht, wie gezeigt wurde, durch Totalreflexion an der im Hohlraum der diffus gelb pigmentierten Schuppen enthaltenen Luft.

Rot, welches kurz vor der Stelle der stärksten Knickung in Form eines breiten Querbandes auftritt, geht nach der Schuppenwurzel hin durch Gelb und Grün in Blau (resp. Blaugrün) über. In Lage II sieht man bloß ein einfaches kupferrotes Querband, welches etwa über die Mitte der Schuppe hinzieht. Bei weiterem Drehen in der Richtung des Uhrzeigers leuchten dann die dunklen Vorderenden grün und stellenweise blau auf, um dann in Lage III kupferrot zu werden, während der Rest der Schuppen sich ganz verdunkelt. Endlich wird in Lage IV die äußerste Schuppenspitze wieder grün, woran sich ein feuerrotes Querband anschließt.

Auf die Erklärung dieses Farbenwechsels, die sich wieder ganz einfach aus Form und Lage der Schuppen zur Flügelebene ergibt, brauche ich nach allem früher Gesagten wohl kaum näher einzugehen. Bringt man einen Tropfen Alkohol auf eine solche schillernde Fläche, so erlischt momentan aller Farbenglanz vollkommen, um erst nach dem Trocknen wiederzukehren. Isoliert erscheinen diese Schillerschuppen, im auffallenden Lichte trocken untersucht, glänzend kupferrot und die Verteilung der Farbe in ihrer Abhängigkeit von Form und Lage der Schuppe ist wieder sehr deutlich zu erkennen, indem in Lage III (Schuppenwurzel vom Lichte abgewendet) nur der vorderste Abschnitt goldrot leuchtet. Daß in diesem Falle in Lage I die ganze Schuppenfläche verdunkelt bleibt und in Lage II und IV nur schwacher roter Schiller auftritt, erklärt sich leicht aus der annähernd horizontalen Lage der Schuppen auf dem Objektträger, während sie in situ, wie in fast allen vorhergehenden Fällen schräg aufgerichtet stehen, so daß ihre Flächen mit Ausnahme des abgebogenen Vorderendes nach der Flügelwurzel hin geneigt verlaufen. Von der Richtigkeit dieser Deutung überzeugt man sich leicht, wenn man die stark gekrümmten trockenen Schuppen nicht mit einem Deckglas belastet, wodurch sie natürlich mehr plattgedrückt werden, sondern freiliegend untersucht. Dann zeigt sich sofort auch in Lage I, und zwar mit Ausnahme des Vorderendes, schöner goldroter Schiller.

Im durchfallenden Lichte erscheinen diese Schuppen schön grün. Sie tragen an ihrer Oberfläche zahlreiche sehr scharf ausgeprägte, aber ziemlich weit voneinander abstehende Längsrippen, welche, schon mit Zeiß D erkennbar, eine Art von „Catenulierung" zeigen, d. h. wie aus lauter kleinen, aber untereinander zusammenhängenden Stückchen zu bestehen scheinen, ein Verhalten, welches sich bei Schmetterlingsschuppen überaus häufig findet (so z. B. auch bei *Lycaena*-Arten). Querrippen fehlen und sind nur hier und da angedeutet durch ganz zarte vereinzelte Querästchen. Die Zwischenrippenräume erscheinen völlig homogen, durchsichtig und man überzeugt sich auf das allerdeutlichste, daß sie es sind, von denen im durchgehenden (und daher auch im auffallenden) Lichte die Farbe ausgeht. Nach Zusatz von Alkohol werden die Schuppen noch durchsichtiger als sie vorher schon waren, das Grün verschwindet fast ganz und die Schuppe erscheint nun hell grünlichgelb gefärbt. Im auffallenden Lichte ist, wiewohl sehr abgeschwächt, noch in gewissen Lagen roter Schiller bemerkbar, auch selbst dann noch, wenn Glyzerin zugesetzt wurde, nur ist die Farbe

in diesem Falle violett. Namentlich in Schuppenlage I und III tritt dies sehr deutlich hervor.

Zwischen goldrot (kupferrot) und goldgrün glänzenden Schuppen finden sich namentlich an der Oberseite der Hinterflügel alle möglichen Uebergänge. Je nachdem im auffallenden Lichte mehr das Rot oder das Gelb vorwaltet (Messinggelb), ändert sich die Farbe im durchfallenden Lichte mehr in Grün resp. Blau, und was hier von den Elementen verschiedener Schuppenbezirke gesagt wurde, das gilt in gleichem Maße auch von ein und derselben Schuppe, wenn ihre Schillerfarbe sich örtlich infolge wechselnder Einfallsrichtung des Lichtes ändert. Der Schiller ist hier ähnlich wie bei *Papilio Arjuna*, sowie bei gewissen Käferschuppen im auffallenden Lichte so außerordentlich intensiv, daß er selbst im durchfallenden Lichte am entsprechenden Orte hervortritt. Es gewährt einen eigenartigen Anblick, wenn ein und dieselbe Schuppe etwa in der vorderen Hälfte lebhaft messinggelbes Licht ausstrahlt, während der Rest grün (blaugrün) erscheint oder umgekehrt. Setzt man dann Alkohol zu, so ist es, wenn man direkt beobachtet, geradezu überraschend, wie fast in demselben Augenblicke, wo eine solche Schuppe benetzt wird, das ziemlich satte Grün sowie der gelbrote Schiller erlöschen und einem blassen Grünlichgelb Platz machen, welches nur stellenweise noch etwas mehr ins Grüne sticht, wie hauptsächlich am Vorderende der Schuppen. Dementsprechend zeigt dies auch noch ziemlich kräftigen roten Schiller im auffallenden Lichte. In Glyzerin werden die Schuppen rein gelb.

Während den besprochenen Schuppen dunkles Pigment gänzlich fehlt und sie daher zur vollen Entfaltung ihres optischen Effektes auf dunkle Grundschuppen angewiesen sind, so finden sich violett schillernde Schuppen desselben Schmetterlings, welche sich durch fast schwarze Pigmentierung der Längs- und Querrippen auszeichnen, sowie durch tiefe wellblechartige Faltung. Sie erinnern daher in bezug auf ihre Form ganz an jene von *Plusia chrysitis*. Diese Falter schillern bei günstigem Lichteinfall schön violett (II. und III. Lage). Der intensiv violette Fleck auf der Oberseite der Hinterflügel zeigt dagegen Schuppen von gleicher Form und gleichem Bau wie die kupferroten und messinggelben Schuppen der Umgebung. Es sind stark gekrümmte, vorn nach hinten und unten abgebogene Spangen ohne jede Spur von dunklem Pigment. Im durchfallenden Licht erscheinen sie diffus gelb mit einem leisen Anflug von Grün, im auffallenden prachtvoll violett.

Folgerungen bezüglich der physikalischen Natur der Schuppenfarben.

Von den Schuppenfarben, speziell denen der Schmetterlinge, nahmen alle Versuche einer physikalischen Erklärung der Schillerfarben ihren Ausgang und es ist dies in vieler Beziehung für die Erkenntnis der wahren Ursachen derselben ein Hindernis gewesen, da gewisse gerade bei Schuppen sehr verbreitete Strukturverhältnisse zu irrigen Annahmen verführten.

Der Erste, der gewisse besondere Farbeneffekte auf Schmetterlingsflügeln, die, wie wir heute mit aller Bestimmtheit annehmen müssen, als optische Farben zu deuten sind, auf Grund mikroskopi-

scher Untersuchung der Schuppen zu erklären versuchte, war Rösel v. Rosenhof. Er hat mit seinen stärksten Vergrößerungen die schillernden Schuppen unserer *Apatura*-Arten untersucht und ist zu der Ansicht gekommen, „daß der Grund der schillernden Farbe in jedem Stäublein oder Federlein selbst befindlich ist“, „warum aber“, so fährt er fort, „auch dieses mit zweierley Farben spielte, hatte ich noch nicht entdeckt, außer daß ich bemerket, wie solches mit vielen kleinen Strichlein nach der Quer besetzet sey, die mir aber in dieser Vergrößerung nicht deutlich genug in die Augen fielen; um solche aber besser betrachten zu können, brachte ich, nach vieler Mühe, nur ein Spitzlein eines solchen Federleins unter ein Vergrößerungsglas, welches die Objekte am größten darstellte und da entdeckte ich, daß die nur angezeigte Querstrichlein so viel dreyeckichte Prismata wären, deren jedes eine blaue und eine braune sichtbare Fläche hätte, so daß auf einer Seite lauter blaue, auf der andern aber lauter braune Flächen sich dem Auge darstellten, wie man sonsten mit dergleichen dreyeckichten prismatischen Stäben, solche Gemählde zu machen pfleget, daß man auf jeder Seite ein anderes Bild zu sehen bekommet.“

Später hat ein Arbeitsgenosse Rösels, Ledermüller, behauptet, daß es beim Schillerfalter zweierlei Schuppen gebe, braune und blaue, „die in eine prismatische Stellung gebracht, die Wirkung des Schillers thun“.

Auch in der Folgezeit hat man Betrachtungen über das Wesen der „Strukturfarben“ mit Vorliebe immer wieder an die Untersuchung farbig schillernder Schmetterlingsschuppen angeknüpft und es hat sich so allmählich immer mehr die Ansicht befestigt, daß in erster Linie die Skulpturen der Schuppenoberfläche es sind, welche die Reflexion farbigen Lichtes bedingen. Von der allbekannten Tatsache ausgehend, daß in der großen Mehrzahl der Fälle die Schuppen mit feinen, parallelen Längsrippen oder Leisten versehen sind, deren Zahl nach Art und Breite der Schuppen sehr wechselnd und deren rinnenförmige Zwischenränme namentlich bei kräftigen Fliegern (Tagfaltern) vielfach noch durch zarte, dichtstehende Querleistchen miteinander verbunden sind, bevorzugt man in den Kreisen der Zoologen seit jeher hauptsächlich die Auffassung, daß die Schillerfarben der Tiere und speziell der Insekten „Gitterfarben“ seien. „An den feinen Gittern“, so äußert sich Pagenstecher in seiner Allgemeinen Zoologie, Bd. 4, 1881, p. 360, „welche die freie Fläche der bestausgebildeten Schuppen bedecken und ebenso im Durchscheinen an denen der der Flughaut anliegenden Lamelle, kommen durch Interferenz die ausgezeichneten Farbenspiele und der Glanz zu stande, welche einige Schmetterlinge im allgemeinen, andere an besonderen Stellen, Binden Perlmutterflecken schmücken.“

So vertritt beispielsweise auch Wallace (Färbung der Tiere und Pflanzen, Kosmos, Bd. 4) die Ansicht, daß „das glänzende Blau des Schillerfalters und anderer Schmetterlinge wahrscheinlich feinen Rißzeichnungen zu verdanken sei“. Nach Krukenberg (Vergleichend-physiologischen Vorträge, p. 116) werden Interferenzfarben bei Tieren hervorgebracht „durch eine äußerst feine Streifung oder auch durch schichtweises Abwechseln von dünneren und dickeren Gewebslamellen, resp. von zarten Häuten und eingeschlossenen Lufträumen. Die metallisch glänzenden Farben der Schlangenschuppen, der Schmetterlingsflügel, der Schwingplättchen bei den Rippenquallen,

der Calyptren einiger Käfer (Curculioniden, *Haplia farinosa*) verdanken einer feinen Streifung ihre außergewöhnliche Farbenpracht."

Daß Beugungs(Gitter-)farben für den farbigen Schiller (das „Irisieren" gewisser tierischer Teile) fast allein verantwortlich zu machen sind, läßt sich, entgegen der Meinung von Walter, gar nicht bezweifeln. Freilich gilt dies gerade am allerwenigsten für jene Fälle, die man seit jeher mit besonderer Vorliebe als Beweise für die Auffassung der Schillerfarben als Gitterfarben anzuführen pflegt, ich meine die parallelgestreiften Schmetterlingsschuppen. Abgesehen davon, daß in der großen Mehrzahl der Fälle die schillernden Körperteile bei Vögeln und Käfern kaum jemals eine derartige Streifung und oft überhaupt keine nachweisbare Reliefzeichnung (Skulptur) erkennen lassen, spricht einfach schon der Umstand gegen jene Deutung, daß in zahlreichen Fällen Schmetterlingsschuppen ohne oder mit sehr spärlichen und ganz weit voneinander entfernten Streifen prachtvolle Schillerfarben zeigen, während andererseits äußerst regelmäßig und dichtgestreifte (gerippte) Schuppen keine Spur von Schiller erkennen lassen. Um zweifellose Beugungsfarben handelt es sich aber wohl bei dem zarten Farbenspiel, welches die Schwingplättchen der Ctenophoren bei günstiger Beleuchtung zeigen, sowie bei den prächtig schillernden Borsten gewisser Würmer.

In beiden Fällen handelt es sich um Gebilde, welche aus einer außerordentlich großen Zahl feinster Härchen oder Fäserchen zusammengesetzt sind, was sich unter dem Mikroskop durch eine äußerst dichte und feine Streifung verrät.

Der mit wechselndem Lichteinfall fortwährend wechselnde Farbenschiller entsteht hier in ganz gleicher Weise, wie die allbekannten Gitterspektren quergestreifter Muskelfasern, wenn man die letzteren im durchfallenden Lichte beobachtet (Ranvier, Zoth). Auch die „Farben trüber Medien" hat man zur Erklärung heranziehen wollen.

So hat Schatz die Ansicht geäußert, daß das prachtvolle Blau an der Oberseite der schokoladenbraun gefärbten Schuppen verschiedener *Morpho*-Arten „wahrscheinlich weniger der Interferenz der Lichtstrahlen, als einer über dem dunklen Grunde gelagerten trüben Schicht der Schuppen seine Entstehung verdankt". Dem widerspricht jedoch vor allem schon der außerordentliche Glanz und die Leuchtkraft der Farbe, indem die Farben trüber Medien in bezug auf Intensität selbst hinter Körperfarben in der Regel zurückstehen. Auch muß darauf hingewiesen werden, „daß die sie zeigenden Stoffe meist eine ziemlich große Dicke besitzen müssen und dann immer noch mit trüber, rötlicher Farbe durchsichtig oder durchscheinend sind, während die Stoffe mit Körperfarbe, wenn überhaupt, dann klar durchsichtig sind. Im zerstreuten Lichte ferner ist die Farbe trüber Medien stets blau, und nur wenn das die trübenden Teilchen enthaltende Medium selbst schwach gelb gefärbt oder ihm eine schwach gelb gefärbte Schicht vorgelagert ist, kann das Blau in ein dunkles Grün übergehen." (Walter.) Auch erleiden diese Farben beim Wechsel des Einfallswinkels im auffallenden Lichte kaum merkliche Aenderungen. So wenig es zu bezweifeln ist, daß in manchen Fällen das Blau trüber Medien für die Entstehung gewisser Tierfarben Bedeutung besitzt — es sei hier nur an das Grün des Chamäleons und vieler anderer Reptilien und Amphibien erinnert, das sich aus optischem Blau und Pigmentgelb zusammensetzt, ferner an das Blau

der Iris, der durch die Haut schimmernden Venen, den blauen Schein frischer Hyalinknorpel, die Tätowierung mit chinesischer Tusche, die Schnauze des Mandril, sowie die Skrotalhaut anderer Affen und an das Blau nackter Hälse vieler Vögel — so erscheint es doch von vornherein ganz ausgeschlossen, die glänzenden Schuppenfarben der Insekten auf dieses Prinzip zurückzuführen.

Ueberblicken wir die Gesamtheit der mitgeteilten Tatsachen, so ergibt sich als auffallendster und zugleich wesentlichster Unterschied zwischen den Schillerfarben von Schuppen (Käfer wie Schmetterlinge) und jenen schuppenloser Insekten (besonders Käfer), daß die letzteren durch Benetzung mit einer nicht chemisch oder mechanisch (durch Quellung) einwirkenden Flüssigkeit im allgemeinen unverändert bleiben, auch wenn die Einwirkung noch so lange dauert, während der farbige Schiller von Schuppengebilden dann entweder gänzlich schwindet oder wenigstens seine Intensität und meist auch den Farbenton ändert. Die unabweisliche Folgerung, welche man aus diesen Erfahrungen wird ziehen müssen, ist die, daß der Luftgehalt der Schuppen in direkter Beziehung steht zur Intensität und Farbe des Schillers, indem durch Verdrängung der Luft resp. völlige Imbibition derartiger schillernder Gebilde beide Eigenschaften wesentliche Aenderungen erleiden resp. ganz verschwinden.

Es ist hierauf aus dem Grunde besonderes Gewicht zu legen, weil dieses Verhalten meiner Meinung nach am besten geeignet ist, die schon früher erörterte Auffassung B. WALTERS von der Natur der Schillerfarben zu widerlegen.

B. WALTER stellt an die Spitze seiner speziellen Erörterungen über das Vorkommen von Oberflächenfarben im Tierreich den Satz, „daß eine schillernde Schmetterlingsschuppe auch im durchgelassenen Lichte stets mehr oder weniger gefärbt ist, und zwar immer angenähert komplementär zu der Farbe des Schillers selbst, womit also die Grundbedingung für die Entstehung einer Oberflächenfarbe sowie auch ihre auffallendste Eigentümlichkeit, das HAIDINGERsche Gesetz, befriedigt ist.“ Die Beispiele, die WALTER als Belege hierfür anführt, sind zum Teil nicht gerade glücklich gewählt, indem sie sofort den Mangel einer scharfen Trennung zwischen einer Pigmentfarbe (Körperfarbe) und der zur Farbe des reflektierten Schillers wirklich komplementären optischen Durchlaßfarbe erkennen lassen. Wenn WALTER beispielsweise erwähnt, daß „die Schuppen der im reflektierten Lichte so prachtvoll blau glänzenden *Morpho*-Arten im durchgelassenen Lichte stets gelb oder gelbbraun aussehen, während den grünblau schillernden Schuppen von *Apatura Laurentia* eine dunkelrotbraune Durchlaßfarbe entspricht, die rein grün schillernden Schuppen von *Papilio Buddha* und *P. Polyctor* aber eine blutrote „Körperfarbe“ besitzen, so muß man berücksichtigen, daß gerade die typischen blauglänzenden *Morpho*-Schuppen in der Regel so dunkel pigmentiert sind, also so viel „Körperfarbe“ besitzen, daß das, worauf es eigentlich ankommt, nämlich das komplementäre Gelb, kaum bemerkbar wird. Für den von braunschwarzem Pigment aber ganz freien *Morpho Sulkowskyi* stimmt es in der Tat, daß die trockenen Schuppen im durchgehenden Licht rötlichgelb erscheinen. Auch die Schillerschuppen von *Apatura*-

Arten enthalten so viel braunschwarzes Pigment, daß dadurch wieder die Farbe im durchgehenden Lichte fast ganz verdeckt wird. Walter führt dann noch *Urania Ripheus* an, bei welchem die gelbgrün glänzenden Schuppen der Vorderflügel im durchgelassenen Lichte je nach der Dicke der absorbierenden Schicht rot oder bläulichrot aussehen, „während die rot schillernden Schuppen der Hinterflügel eine rein grüne Körperfarbe zeigen." „Die Natur erzeugt mithin, so fährt Walter fort, schon in diesem einen Tiere ein ebensolches ausgezeichnetes Paar von Schillerstoffen, wie wir es in dem Fuchsin und dem Diamantgrün als Leitstern unserer Darlegungen über die Oberflächenfarben benutzt haben, da bei diesem Paar ja auch die Körper- und die Schillerfarbe sozusagen miteinander vertauscht waren."

So wenig es nun zweifelhaft sein kann, daß die dunkel schwarzbraune Färbung bei *Morpho*- und *Apatura*-Arten, sowie bei Schillerschuppen vieler anderer Schmetterlinge durch ein Pigment verursacht wird und demnach als „Körperfarbe" aufzufassen ist, so sicher scheint mir auf der anderen Seite auch zu stehen, daß das Rot resp. Grün, welches die grün- resp. rotschillernden Schuppen von *Papilio Buddha* und von *Urania Ripheus* im durchgehenden Lichte zeigen, im wesentlichen nichts mit einer Körperfarbe zu tun hat, daß es sich also nicht um besondere „Schillerstoffe" handelt, sondern um ein rein optisches durch Interferenz bedingtes Phänomen. Der ganz einfache Beweis dafür liegt meines Erachtens eben darin, daß die zuletzt erwähnten Durchlaßfarben nur an den trockenen lufthaltigen Schuppen hervortreten, nach Imbibition mit Flüssigkeiten aber fehlen, und zwar in um so vollkommenerem Grade, je stärker das Lichtbrechungsvermögen der benützten Flüssigkeiten ist. Pigmentfarben werden unter diesen Umständen nur um so deutlicher, und Walter ist sicher im Unrecht, wenn er behauptet, daß in gewissen Flüssigkeiten (Benzol, Schwefelkohlenstoff) „auch die Körperfarben der Schuppen zu verschwinden scheinen". Dies könnte (bei längerer Einwirkung) nur dann geschehen, wenn die betreffenden Pigmente in den angewandten Flüssigkeiten löslich wären oder wenn diese chemisch darauf einwirkten. Behandelt man Schuppen von *Morpho Cypris* oder *Rhetenor*, welche trocken ganz undurchsichtig und fast gleichmäßig schwarz erscheinen, mit Schwefelkohlenstoff, so werden sie aus gleichem Grunde wie etwa ein lufthaltiges pigmentiertes Haar- oder lufthaltiges Pflanzenparenchym stark aufgehellt, und man erkennt ihre Pigmentierung nur um so deutlicher. Die ganze Fläche erscheint wie besät mit kleinen schwarzbraunen Pünktchen auf diffus gelbbräunlichem Grunde. In dem Momente, wo nach Verdunstung der Zusatzflüssigkeit wieder Luft eindringt, wird sie auch wieder undurchsichtig schwarz. Sowohl die schwarzen Pünktchen, wie die diffuse gelbgrünliche Färbung sind nun sicher auf „Pigment" zurückzuführen, daß sie aber beide mit dem blauen Schiller der Oberfläche nichts zu tun haben und nur den dunklen Grund für diesen herstellen helfen, werde ich noch später zeigen. Macht man den gleichen Versuch mit den Schillerschuppen von *Papilio Arjuna* var. *Gandavensis* oder von *Papilio Buddha*, so nehmen dieselben, die trocken rotgelb erscheinen, sofort eine ganz hell lehmgelbe Färbung an, die sicher als Körperfarbe zu deuten ist, während das vorher beigemischte Rot wie der

grüne Schleier im auffallenden Licht eine Interferenzerscheinung darstellt.

Ganz ähnlich verhält es sich mit dem Grün und Rot der Schuppen von *Urania Croesus.* Pigmente finden bei Schmetterlingsschuppen gerade wie auch bei schillernden Käfern in doppelter Weise Verwendung, einmal zur Herstellung eines möglichst dunklen Untergrundes, von dem sich die Schillerfarbe kräftig abhebt, und dann, wiewohl seltener, dazu, um durch Kombination der Pigmentfarbe mit dem Oberflächenschiller den Farbenton des letzteren zu verändern. Das erstere wird in sehr vielen Fällen einfach dadurch erreicht, daß an sich ganz oder fast ganz farblose (d. h. pigmentfreie) Schillerschuppen sich über einer einfachen oder doppelten Lage sehr dunkel pigmentierter Grundschuppen ausbreiten, anderenfalls kann aber außerdem, wie wir oben gesehen haben, dunkles Pigment auch in den schillernden Deckschuppen selbst mehr oder weniger reichlich eingelagert sein.

Zur Charakteristik einer „Oberflächenfarbe“ gehört, wie Walter mehrfach und ausdrücklich betont, in erster Linie „die Anwesenheit eines stark absorbierenden Farbstoffes, dessen Körperfarbe annähernd komplementär zu seiner Schillerfarbe sein muß.“ Wenn dieses Kriterium nun schon in den von Walter selbst angeführten Beispielen nicht zutrifft, so fügen sich erst recht nicht die zahlreichen Fälle, wo gänzlich farblose, d. h. pigmentfreie Schuppen die lebhaftesten Schillerfarben darbieten.

Es darf hier erinnert werden an die meisten Käferschuppen und unter den Schmetterlingen an jene vieler Lycäniden, ferner die Schuppen der obersten Lage von *Morpho Peleides* und annähernd auch die kupferroten, messingfarbigen und violetten Schuppen von *Urania Croesus* und *Morpho Sulkowskyi.* Wenn bei Lycäniden die blauen Schillerschuppen im trockenen Zustande gelb, die roten von *Urania* grün, die violetten gelbgrün erscheinen, so handelt es sich hier, wie gesagt, nicht um Körperfarben, sondern um die gleichen Erscheinungen, welche die Farben dünner Blättchen im reflektierten und durchgehenden Lichte darbieten. Dies zeigt sich auch schon darin, daß im letzteren Falle die Farben immer sehr viel blasser und oft nur wie angedeutet erscheinen, vor allem aber nach der Imbibition mit Flüssigkeiten. Daß dann die angebliche Körperfarbe, namentlich bei Anwendung stärker brechender Flüssigkeiten, gänzlich schwindet und damit auch der Oberflächenschiller, hat Walter schon als eine Schwierigkeit bezeichnet, welche gegen die von ihm vertretene Auffassung geltend gemacht werden kann; er hofft jedoch, daß spätere Untersuchungen genauere Aufklärung dieses Verhaltens bringen werden und neigt der Ansicht zu, „daß wir es hier wahrscheinlich mit einer eigenartigen Wirkung der feinen Struktur dieser Organe (der Schuppen) zu tun haben.“

In der Tat wird man sich fragen müssen, warum die Schillerfarben der schuppenlosen Käfer bei noch so langer Einwirkung von Alkohol, Wasser, Glyzerin, Chloroform, Benzol, Schwefelkohlenstoff etc. in der Regel gar nicht beeinflußt werden, jene der Schuppen aber so außerordentlich rasch und leicht. Die Antwort fällt ganz im Sinne von Walter aus. Es handelt sich wirklich im letzteren Falle um „eine eigenartige Wirkung der feinen Struktur“ der Schuppen, nämlich

darum, daß sich zwischen oberer und unterer Schuppenlamelle ein lufthaltiger Hohlraum befindet, der nach außen mündet und seinerseits als „dünnes Blättchen“ wirkt.

Ich möchte mir nicht versagen, hier auch noch eine Beobachtung anzuführen, deren Kenntnis ich einer freundlichen brieflichen Mitteilung von Gräfin Maria v. Linden verdanke. Bei *Thecla quercus* ist auf den Flügeln ein blauer Schiller nachweisbar, noch ehe die Schuppen ihre definitive Färbung erlangt haben (also ganz wie bei den schuppenlosen Cetonien-Flügeldecken). Man sieht sogar, daß die hellen Stellen, z. B. die ganz farblosen Schuppen, auf den Adern und in deren nächster Umgebung den Schiller am deutlichsten zeigen. Gräfin Linden schließt hieraus, „daß die chemische Konstitution des in den Schuppen später enthaltenen Pigmentes mit dem Schillern der Flügel nichts zu tun hat, daß dieses vielmehr eine Erscheinung ist, welche entweder von der Struktur der Schuppenfläche selbst abhängt oder im Sinne der Farben dünner Blättchen zu erklären wäre.“ Der Schiller ist am intensivsten, wenn der Flügel unter dem Mikroskop so gelagert wird, daß das Licht in der Richtung von der Flügelwurzel zur Flügelspitze bzw. zum Seitenrande einfällt. Vollkommen verschwunden ist der Schiller, sobald das Präparat so gedreht wird, daß die Flügelspitze der Lichtquelle zugekehrt ist, was Gräfin Linden ganz richtig auf bestimmte Krümmungen der Schuppenoberfläche zurückführt. In den beiden Zwischenlagen schillern nur einzelne Teile der Oberfläche.

Als einen zweiten Beweis für die Identität der Schillerfarben der Schmetterlinge mit den Oberflächenfarben stark absorbierender Medien führt Walter das Verhalten der ersteren im polarisierten Lichte an, „indem nämlich bei schrägem Auffall desselben sich nicht bloß die Stärke, sondern auch der Farbenton des Schillers oft wesentlich ändert, wenn man von p. p.- zu s. p.-Licht übergeht“. In allen Fällen lasse sich mit Sicherheit feststellen, „daß die Färbung des reflektierten s. p.-Lichtes nicht, wie dies bei den Interferenzfarben dünner Blättchen der Fall ist, für sehr große Einfallswinkel stärker ist als für mittlere, sondern daß stets das Umgekehrte stattfindet“. Ich habe mich von einem solchen Verhalten in keinem Falle überzeugen können und habe niemals auch nur die geringste Aenderung des Farbentones beobachtet, wenn ich durch ein Nicolsches Prisma unter den verschiedensten Winkeln nach der Fläche eines schillernden Schmetterlingsflügels hinblickte.

Ein weiterer Beweis für die Gleichwertigkeit der Schillerfarben der Schmetterlingsschuppen mit den Oberflächenfarben würde nach Walter schließlich noch aus denjenigen Veränderungen sich ergeben, welche die Schuppen zeigen, wenn man sie in Flüssigkeiten von verschiedener Brechbarkeit taucht. Er findet, „daß die Farbe des Schillers, ausgenommen wenn sie tiefblau oder violett ist, mit der Zunahme des Brechungsexponenten des umgebenden Mediums sich um einen oder zwei Farbentöne in der Richtung vom blauen zum roten Ende des Spektrums hin verschiebt, zugleich aber dabei immer schwächer wird“. „So werden z. B. die an der Luft grünblau glänzenden Schuppen von *Morpho Menelaus* in Aether ($n = 1{,}36$) rein grün und schillern im zweiten Falle auch etwas schwächer als im ersten, in Chloroform ($n = 1{,}45$)

ferner gelblichgrün und jetzt schon ganz erheblich schwächer als in Aether. In Benzol (n = 1,52) oder Schwefelkohlenstoff (n = 1,64) endlich ist der Schiller nur noch bei Beleuchtung mit direkten Sonnenstrahlen im Dunkelzimmer als ein schwaches Gelbgrün festzustellen."

Ganz ähnlich wie die verschiedenen blauglänzenden *Morpho*-Arten verhalten sich, wie früher gezeigt wurde, auch die blauen Lycäniden, sowie z. B. auch *Papilio Ulysses*. Bei *Amblypodia Tamiris* werden aber auch die violetten Schuppen der Vorderflügel bei Benetzung mit Alkohol bläulichgrün, während die rein blauen der Hinterflügel sich gelb verfärben. Auch die tief violetten Schuppen der Oberseite von *Hypochrysops Anacletus* nehmen befeuchtet einen blaugrünen Farbenton an, desgleichen werden die tief blauen Schuppen von *Diorhina Perianda* rein grün, während die silberblauen Flügel von *Morpho Peleides* beim Benetzen mit Alkohol sich gelbrot färben, die von *M. Sulkowskyi* kanariengelb. Sehr beträchtliche Farbenverschiebungen habe ich auch bei den Schuppen von *Entimus imperialis* unter gleichen Umständen beobachtet. Zunächst sei nochmals daran erinnert, daß hier der Schiller immer nur in jenen Schuppen schwindet bzw. seine Farbe ändert, in deren Inneres die Zusatzflüssigkeit auch wirklich eindringt und dabei die Luft verdrängt. Es kann bei Anwendung von Alkohol der Sprung der Schillerfarbe von Blau zu Gelb und selbst zu Rot gehen. Auch die goldgrünen Schillerschuppen der Oberseite von *Urania Croesus* verfärben sich bei Benetzung mit Alkohol kupferrot, die violetten der Hinterflügel aber grün. Ganz analoge Farbensprünge beobachtet man auch bei schillernden Kolibrifedern nach längerer Einwirkung von Alkohol oder Glyzerin.

Daß nun überhaupt Aenderungen im Färben des Schillers bei Benetzung mit Flüssigkeiten von nicht zu großem Brechungsindex eintreten, und daß sie in vielen Fällen sprungweise, d. h. in großen Intervallen der spektralen Farbenreihe erfolgen, läßt, soviel ich sehe, gar keine andere Deutung zu, als daß bei Schuppengebilden der Schiller als ein Interferenzphänomen aufzufassen ist, bedingt durch dünne Luftschichten und nicht wie bei den schuppenlosen Käfern durch dünne Chitinlamellen. „Ein dünnes Blatt aus einer festen Substanz nämlich ändert selbstverständlich nur die Stärke, nicht aber den Ton seiner Interferenzfarbe, wenn es in Flüssigkeiten von verschiedenem Brechungsindex gebracht wird."

Wenn Walter gegen eine solche Auffassung, die ich mit Rücksicht auf den bekannten Bau der Schuppen als eine überaus naheliegende bezeichnen muß, einwendet, daß dann die Schillerfarben bei Ersatz der Luft durch Flüssigkeiten sich im allgemeinen viel stärker in der Richtung vom Blau zum Rot ändern müßten, als es in Wirklichkeit der Fall sei, so kann ich in Hinblick auf die mitgeteilten Erfahrungen diesem theoretischen Einwande keine Bedeutung beimessen. Denn größere Intervalle der Farbe vor und nach der Imbibition, als man tatsächlich beobachtet, sind nicht wohl denkbar, während die Farbenverschiebung, welche man bei Anwendung von Flüssigkeiten verschiedenen Brechungsvermögens auf frei an der Luft liegende Schillerstoffe beobachtet, sich nach den Untersuchungen

Walters, „wenn sie auch im allgemeinen recht deutlich hervortritt, doch im ganzen nur über einen oder höchstens zwei benachbarte Farbentöne des Spektrums erstreckt“. Außerdem erfolgt sie in diesem Falle bei Zunahme des Brechungsexponenten der benützten Flüssigkeit stets in der Richtung vom Rot zum Blau und nicht wie bei den Schuppen und Federn in umgekehrter Richtung. Walter nimmt daher an, daß die von ihm vorausgesetzten Schillerstoffe als feste Lösungen in Chitin bzw. Hornsubstanz gegeben seien, Lösungen, deren Brechungsexponenten für die meisten Farben des Spektrums denjenigen des Benzols und des Schwefelkohlenstoffes, in welchen der farbige Schiller völlig erlischt, gleich sind, so daß dann die betreffenden Farben beim Auffall des Lichtes aus einer der genannten beiden farblosen Flüssigkeiten gar nicht reflektiert werden. Nimmt man solche feste Lösungen an, so würde dann auch die Farbe des Schillers in spektraler Richtung sich vom Blau zum Rot hin verschieben, wenn die Brechkraft des umgebenden Mediums nicht allzu groß ist.

Da bei Käfer und Schmetterlingsschuppen der Farbenumschlag resp. das gänzliche Verschwinden des Schillers nach Zusatz einer geeigneten Flüssigkeit fast momentan erfolgt, so nimmt Walter an, daß die mit dem Schillerstoffe gewissermaßen imprägnierte Chitinschicht „unmittelbar an der Luft“ frei liegt. Dann wäre es aber doch wunderbar, daß, wie man es bei *Entimus imperalis* so schön sieht und wie schon Dimmock beschrieben hat, nur verletzte Schuppen ihren Schiller einbüßen resp. ändern, indem die Flüssigkeit in das Innere derselben eindringt und die hier befindliche Luft verdrängt, sonst aber ganz unverändert bleiben. Hier müßte also der angebliche Schillerstoff im Inneren der Schuppen, und zwar frei gelegen sein. Man kann aber ganz leicht zeigen, daß es sich bei allen schillernden Schmetterlingsschuppen genau ebenso verhält, wenn man nur statt leicht eindringender flüchtiger Flüssigkeiten solche zum Versuche wählt, welche infolge ihrer Zähigkeit gar nicht oder nur sehr langsam eindringen. Das Verhalten der Schuppen solchen gegenüber ist für die Frage nach der physikalischen Natur der Schillerfarben so bedeutungsvoll, daß ich etwas näher auf die betreffenden Erscheinungen eingehen muß. Ich verwendete hauptsächlich ganz eingedicktes Cedernöl, welches kaum noch floß, sowie gallertige Gelatine. Am besten geeignet fand ich schillernde Schuppen von *Papilio*-Arten (*P. Ulysses, P. Arjuna, P. Buddha*). Läßt man zu einem Präparate solcher isolierter Schillerschuppen vom Rande des Deckglases her einen Tropfen möglichst dickflüssigen Cedernöls zutreten, so bleibt zunächst sowohl die Farbe im durchgehenden Lichte wie auch das reflektierte glänzende Blau resp. Grün ganz unverändert, auch wenn die betreffenden Schuppen schon völlig vom Oele umflossen sind. Erst ganz allmählich beginnt von dieser oder jener Seite her die zähe Flüssigkeit ins Innere der Schuppe einzudringen, so daß man Schritt für Schritt diesen Vorgang sowie seine Folgewirkungen mit Bezug auf den Schiller beobachten kann. So entsteht bei *P. Arjuna* meist in der Mitte der Schuppe zuerst ein kleiner Bezirk von hell lehmgelber Farbe, während alles übrige noch schön rotgelb erscheint (im durchfallenden Lichte). Langsam vergrößert sich dann das durch Verdrängung der Luft entfärbte Gebiet, bis schließlich

die ganze Schuppe aufgehellt ist und damit die Fähigkeit zu schillern fast völlig eingebüßt hat (der schwache Schiller, der noch übrig bleibt, zeigt gelbrötliche Farbe). Die meisten der stark gekrümmten *Papilio*-Schuppen erleiden beim Auflegen des Deckglases gerade an den Stellen stärkster Krümmung kleine Verletzungen am Rande (Risse, Sprünge), wodurch natürlich das Eindringen der Zusatzflüssigkeit sehr wesentlich erleichtert wird. Möglichst unversehrte Schuppen, die freilich nur sehr vereinzelt vorzukommen scheinen, sah ich ihre normalen Durchlaßfarben und damit natürlich auch den Schiller im auffallenden Lichte stundenlang bewahren, auch wenn sie vollkommen im Oele eingebettet lagen.

Viel weniger günstig liegen die Verhältnisse bei *Morpho*-Arten sowie bei Lycäniden. Selbst das zähflüssigste Oel dringt hier auffallend schnell ins Innere der Schuppen, und man gewinnt nur eben Zeit, den Vorgang der Luftverdrängung etwas genauer zu verfolgen. Man erkennt dann an den dunkel pigmentierten blauglänzenden *Morpho*-Schuppen ganz deutlich und unzweideutig, daß hier Luft in zwei übereinanderliegenden Schichten vorkommt. Die eine tiefere offenbar dem Raum zwischen unterer und oberer Schuppenlamelle entsprechend, die andere ganz oberflächlich in der letzteren selbst enthalten. Man sieht nämlich im durchfallenden Lichte, wie beim Vordringen des Oeles zwei verschieden dunkle Luftschichten mit oft sehr verschiedener Geschwindigkeit verzehrt werden. Indem ich diesen letzteren Ausdruck gebrauchte, möchte ich damit zugleich andeuten, daß man das Austreten der Luft aus der Schuppe unter den angegebenen Versuchsbedingungen in der Regel nicht sieht, indem sie vom Oele offenbar absorbiert wird. Man kann dies bei *Lycaena*-Arten (*L. Danis*) direkt beobachten. Dieselben imbibieren sich ebenfalls außerordentlich leicht und rasch selbst mit sehr dickem Oele. Die in ihnen enthaltene Luft wird dann oft zu einem Bläschen zusammengedrängt, welches entweder nach außen tritt oder im Schuppenhohlraume verbleibt. Im einen wie im anderen Falle sieht man dasselbe aber rasch sich verkleinern und endlich verschwinden, indem es vom Oele aufgenommen wird. Die (gar nicht pigmentierten) *Lycaena*-Schillerschuppen werden nach völliger Imbibition so vollkommen durchsichtig und farblos, daß man sie überhaupt im Oele nicht mehr zu erkennen vermag. Hätten sie eine Körperfarbe, so wäre dies aber, wie die vorigen Fälle zeigen, ganz wohl noch möglich.

Ich bin nicht ganz sicher, ob das so rasche Eindringen selbst sehr zäher Flüssigkeiten immer nur auf kleinen zufälligen Verletzungen der Schuppen beruht und möchte eher glauben, daß die Lufträume derselben auch an den Rändern und nicht nur am Stielchen nach außen münden. Wie dem aber auch sein mag, auf alle Fälle beweist das geschilderte Verhalten, daß sowohl bei Käfer- wie bei Schmetterlingsschuppen die bloße Berührung mit einer selbst sehr stark lichtbrechenden Flüssigkeit das Schillern niemals zu beseitigen oder auch nur den Farbenton zu verändern vermag, sondern daß dazu unbedingt das Eindringen der Flüssigkeit ins Innere der Schuppe und die damit verknüpfte Luftverdrängung erforderlich erscheint. Es mag hier auch noch eine weitere Beobachtung von Gräfin Linden angeführt werden, die sie mir freundlichst mitteilte. Es betrifft den schon früher erwähnten blauen Schiller,

welchen die Flügel von *Thecla quercus* in einem gewissen Entwicklungsstadium vorübergehend darbieten. Derselbe ist nämlich nicht nur an dem frisch aus der Puppenhülle entnommenen Flügel zu bemerken, sondern er tritt auch ganz ebenso an in Kanadabalsam eingelegten Präparaten hervor.

Man wird gewiß nicht annehmen wollen, daß die in allen Punkten so ähnlichen Schillerphänomene bei schuppenlosen Käfern in prinzipiell anderer Weise entstehen als jene der Schuppengebilde (und Federn). Da nun dort, wie wir gesehen haben, die äußerste dünne Chitinschicht den Schiller im wesentlichen vermittelt, so müßte, wenn Walters Ansicht richtig wäre, auch ein schillernder Käfer beim Eintauchen in eine geeignete Flüssigkeit entweder völlig glanzlos erscheinen oder doch wenigstens eine Aenderung des Farbentones erkennen lassen. Dies ist aber tatsächlich nicht der Fall, und nur *Lytta* und *Anoplognathus* bilden eine Ausnahme, indem bei letzterem nach Verdrängung der unter der Cuticula befindlichen Luftschicht aller Metallglanz erlischt, während die Flügeldecken des erstgenannten Käfers nach längerem Liegen in Alkohol bronzefarbig werden. Ich zweifle nicht, daß es sich auch hier um Verdrängung von Luft handelt, die bei der Dünne und Weichheit der Flügeldecken hier leichter möglich sein wird als bei hartschaligeren Käfern, wenn bei diesen überhaupt derartige dünne Luftschichten vorkommen. Daß sie hier sicher nicht als „dünne Blättchen" wirken, ergibt sich aus den überaus lebhaften Schillerfarben durch Mazeration isolierter Lamellen der „Emailschicht" (Cetonien).

Es erscheint nach allem Vorgebrachten kaum noch nötig, auf den letzten Einwand von Walter gegen die Deutung der Schillerfarben als Farben dünner Blättchen näher einzugehen, der sich auf die Veränderungen derselben mit zunehmendem Einfallswinkel des Lichtes bezieht.

„Die Interferenzfarbe einer dünnen Luftschicht ändert sich um so schneller mit dem Einfallswinkel, je höher hinauf ihre Farbe in dem Newtonschen Ringsysteme liegt, d. h. je dicker die sie erzeugende Schicht ist. Der Farbenwechsel selbst verläuft dabei allerdings in demselben Sinne, wie bei den Oberflächenfarben, nämlich im Spektrum vom Rot durch Gelb und Grün zum Blau hin, indessen ist hier nach Walter eine Verwechselung beider Farbenarten vollständig ausgeschlossen, da eben bei der dünnen Luftschicht der Farbenton sich ganz außerordentlich viel schneller mit dem Einfallswinkel ändert. als bei den Oberflächenfarben" (Walter). Hiergegen ist zu bemerken, daß erstlich die Schillerfarben im allgemeinen den ersten Ordnungen der Newtonschen Reihe angehören und daß weiterhin der Wechsel derselben mit zunehmendem Einfallswinkel in der Tat sehr rasch erfolgt, wie namentlich die Schillerschuppen von *Urania Croesus*, sowie jene von *Papilio Buddha* zeigen.

Ich halte somit die Annahme für hinlänglich begründet, daß sowohl bei schuppenlosen Insekten wie auch bei allen schillernden Schuppen die betreffenden Farben als „Farben dünner Blättchen" zu deuten sind, daß aber bei jenen feste Chitinlamellen als wesentlich farbengebend gelten müssen, während es sich bei Schuppengebilden um dünne Luftschichten handelt. In manchen Fällen (Silber- und Goldglanz, Messingfarbe von *Anoplognathus aureus*)

wirken Luftschichten hauptsächlich durch totale Reflexion in Verbindung mit (gelb) pigmentierten Chitinschichten.

Ich gebe gerne zu, daß noch manche Punkte der Aufklärung bedürftig sind, und rechne dazu vor allem den Einfluß, welchen wenigstens in einzelnen Fällen die besondere Oberflächenskulptur von Schuppen, wenn auch vielleicht nicht auf den Ton der Schillerfarben, so doch auf ihren ganzen Charakter ausübt. Sicher ist, daß die Skulpturen an sich nicht farbenerzeugend wirken. Es gilt dies ebensowohl von den Längs- und Querleistchen (Rippen) wie von den häufig vorhandenen Höckerchen. Als Beweis braucht nur auf die Schillerschuppen von *Papilio Buddha* oder *Papilio Arjuna* und *Papilio Ulysses* hingewiesen zu werden, wo man sofort sieht, daß die Farbe von den zwischen den hier nur spärlich vorhandenen Rippen gelegenen Flächen ausstrahlt. Es finden sich übrigens förmliche Entwicklungsreihen bestimmter Skulpturverhältnisse. Eine solche Reihe bilden z. B. die Lycäniden-Schuppen, jene von *Amblypodia Tamiris*, *Papilio Ulysses* und schließlich *Papilio Buddha*, desgleichen bieten die blauglänzenden stark pigmentierten *Morpho*-Schuppen und jene von *Apatura*- und *Hypolimnas*-Arten manche Uebereinstimmung der feineren Struktur dar. Bei *Morpho Sulkowskyi*, dessen Schuppen sich wegen ihrer Pigmentlosigkeit am besten zur Untersuchung eignen, sehe ich nach Imbibition mit Glyzerin sehr dicht gestellte Längsrippen, welche sich bei genauer Einstellung auflösen in Reihen glänzender Punkte (Höcker?), wie dies ähnlich auch bei *Lycaena Danis* beobachtet wird. Dieselben sind bei anderen *Morpho*-Arten (*M. Cypris*, *Rhetenor*) anscheinend dunkel schwarzbraun pigmentiert, außerdem findet sich dunkles Pigment auch noch in Form zahlreicher Körnchen in der oberen Schuppenmembran abgelagert, aber nur in deren tieferen Schichten. Oberflächlich ist jede solche Schuppe von einer glashellen zweischichtigen Chitinhaut überzogen, die man sehr deutlich an jedem optischen Längsschnitt sehen kann. Man legt zu dem Zweck ein Stückchen des Flügels für etwa 24 Stunden in verdünnte Kalilauge. Die Schuppen werden darin unter gänzlichem Verlust des Schillers sehr durchsichtig und erscheinen stark um die Längsachse gerollt, so daß man an vielen Stellen gute Profilbilder gewinnt, welche die farblose Deckschicht, die durch eine in der Mitte verlaufende dunkle Linie ihre Zusammensetzung aus zwei Lagen erkennen läßt, sehr deutlich zeigen. Schon M. Baer hat es als wahrscheinlich bezeichnet, daß die pigmentierten *Morpho*-Schuppen „über dem Pigment mit einer dünnen, durchsichtigen Schicht ausgestattet sind", doch war es ihm nicht gelungen, dieselbe zu sehen. Ich bin der Ansicht, daß zwischen den beiden Blättern dieser farblosen Außenschicht normalerweise Luft enthalten ist, welche nun als dünne Schicht wirkt.

Ganz ähnlich finde ich auch die Schillerschuppen von *Apatura Iris* gebaut. Nach kurzer (24 Stunden) Behandlung mit Kalilauge sehe ich dicht gestellte Längsrippen, die sich wieder in Längsreihen glänzender farbloser Knötchen auflösen lassen. Stellt man etwas tiefer ein, so treten braunschwarze Pigmentkörnchen hervor. Von der Anwesenheit einer ganz farblosen Außenschicht glaube ich mich auch hier überzeugt zu haben. Die Vermutung von Spuler, daß solche „Kegelleistchen" den Glanz und die Leuchtkraft der Schillerfarben erhöhen, kann ich nicht für zutreffend halten, denn bei unserem

Schillerfalter (*Apatura Iris*) ist das Blau verhältnismäßig matt, wenigstens im Vergleich mit Morphiden, und doch sind die Höckerchen dort viel dichter gestellt wie hier.

Literatur.

1. ***Adolf, G. E.***, *Ueber Insektenflügel. Nova Acta d. K. Leop.-Carol. Akad., Bd. 41 (1879).*
2. ***Agassiz, L.***, *Notes sur la circulation des fluides chez les Insectes. Ann. d. Sc. nat., Zool., 3. Sér. T. 15 (1851).*
3. ***Ambronn, H.***, *Ueber den Glanz der Sapphirinen. Mitteil. d. zool. Stat. zu Neapel, Bd. 9 (1889—91).*
4. ***Bachmetjew, P.***, *Der kritische Punkt der Insekten und das Entstehen von Schmetterlings-Aberrationen. Ztschr. f. Entom., Bd. 5 (1900).*
5. — *Ueber Insektensäfte. Krauchers Entom. Jahrb., Bd. 9 (1900), p. 114.*
6. — *Lähmung der Lepidopteren infolge erhöhter Temperatur ihres Körpers. Soc. entom., Bd. 15 (1900).*
7. — *Experimentelle entomologische Studien. I. Temperaturverhältnisse der Insekten, Leipzig 1901. — II. Einfluß der äußeren Faktoren auf Insekten, Sophia 1907.*
8. — *Warum fliegen die Tagschmetterlinge nur am Tage und die meisten Nachtschmetterlinge in der Nacht? Soc. entom., Bd. 15 (1901).*
9. — *Kalorimetrische Messungen an Schmetterlingspuppen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 71 (1902), p. 559.*
10. — *Ueber die Zahl der Augen auf der Unterseite der Hinterflügel von Epinephele jurtina. Allgem. Ztschr. f. Entom., Bd. 8 (1903), p. 253; Bd. 9 (1904), p. 143.*
11. ***Baer, M.***, *Ueber Bau und Farben der Flügelschuppen bei Tagfaltern. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 65 (1899), p. 50.*
12. ***Barber, M. E.***, *Notes on the peculiar habits and changes which take place in the larva and pupa of Papilio nireus. Transact. Entom. Soc. London, 1874, p. 519.*
13. ***La Baume, W.***, *Ueber den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsunterschiede bei den Schmetterlingen und anderen Gliedertierrn. Ref. über Meisenheimer. Biol. Ctrbl., Bd. 30 (1910), p. 72.*
14. ***Battelli, F.***, *und* ***Stern, L.***, *Die Oxydationsfermente. Ashers Ergebn. d. Physiol.. Bd. 12 (1912), p. 96—268.*
15. — *Die Tyrosinoxydase, die Polyphenoloxydase und die Oxydone bei Insekten. Biochem. Ztsch. Bd. 56 (1913), p. 59.*
16. ***Becquerel, H.***, et ***Brogniart, Ch.***, *La matière verte chez les Phyllies, Orthoptères de la famille des Phasmides. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, T. 118 (1894), p. 1299.*
17. ***Beddard, Frank E.***, *„Animal coloration“, London, Swan Sonnenschein & Co., 1895.*
18. ***van Bemmelen, E.***, *Ueber die Entwicklung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln. Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vercenig, 2. Ser. Bd. 2 (1889), Afl. 4, p. 235.*
19. ***Bergé, M.***, *Ueber die Metallfarben bei den Insekten. Ann. de la Soc. entom. de Belgique, T. 31 (1887), p. 315.*
20. — *Notes sur la coloration des teguments chez les insectes et spécialement chez les Coleoptères. Bull. de la Soc. entom. de Belgique, (3.) 1883, No. 63 u. 64.*
21. — *Des variétés du Carabus auronitens au point de vue de la coloration. Ebenda, 1885, p. CXXVI.*
22. ***Berger, R.***, *Beiträge zum Melanismus der Schmetterlinge. Soc. entom., 1892.*
23. ***Biedermann, W.***, *Die Schillerfarben der Insekten und Vögel. Festschr. zu Haeckels 70. Geburtstage, auch in Denkschr. d. Med.-nat. Ges. zu Jena, Bd. 11 (1904), p. 217.*
24. ***Bieger, A.***, *Kleine lepidopterologische Mitteilungen. Entom. Nachr., Bd. 8 (1882), No. 17, p. 244.*
25. ***Blanchard, E.***, *Nouvelles observations sur la circulation du sang et la nutrition chez les Insectes. Ann. d. Sc. nat., Zool., 3. Sér. T. 15 (1851), p. 371.*
26. ***Blanc, L.***, *La coloration de la soie par les aliments. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, T. 111 (1890), p. 280.*
26. — *Sur la coloration de la soie par les aliments. Bull. des soie et des soieries, No. 107, 1890, p. 5.*
27. ***Bogdanoff, A.***, *Les pigments des Insectes sont-ils insolables? Bull. Soc. Nat. de Moscou, T. 37 (1864), p. 346.*

28. **Bordage, Ed.**, *Expériments sur la relation qui existe entre la couleur du milieu et la couleur des Chrysalides. Proceed. fourth internat. Congr. Zool. Cambridge, 1898, p. 255.*

29. **Born, P.**, *Ueber die Ursachen der Varietäten und Rassenbildung bei den Caraben. Insektenbörse, Bd. 19 (1902).*

30. **Brandes, G.**, *Der Saisondimorphismus bei einheimischen und exotischen Schmetterlingen. Ztschr. f. Naturw., Bd. 66 (1893), p. 277.*

31. **Brauer, F.**, *Beobachtungen in bezug auf den Farbenwechsel bei Chrysopa vulgaris. Verh. d. Zool.-bot. Ges. zu Wien., Bd. 2 (1852), p. 12.*

32. **Breit, J.**, *Ueber die allmähliche Verdunkelung einiger Lepidopterenarten aus der Umgebung von Düsseldorf. Soc. entom., Bd. 15 (1900), p. 73.*

33. **Brücke, E.**, *Ueber die physiologische Bedeutung der Stäbchen in Wirbeltieraugen. Müllers Arch., 1844, p. 444.*

34. — *Ueber Federfarben. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 43 (1861), 2. Abt.*

35. — *Physiologie der Farben, 2. Aufl., 1887.*

35a. — *Ueber den Metallglanz. Sitz.-Ber. d. Wien. Akad., Bd. 53, 2. Abt.*

36. **Brunner v. Wattenwyl, C.**, *Betrachtungen über die Farbenpracht der Insekten, Wien 1897.*

36a. **Burstert, A.**, *Eine eigentümliche einseitige Aberration von Sphinx pinastri. Allg. Ztschr. f. Entomol., Bd. 6 (1901), p. 164.*

37. **Cameron, P.**, *Notes on the coloration and development of Insecta. Transact. Entom. Soc. London, 1880, p. 69.*

38. **Caspari, W.**, *Nochmals Raupenfütterung mit präpariertem Futter. Soc. entom., Bd. 9 (1895), p. 186.*

39. **Chantard, J.**, *Recherches sur le spectre de la chlorophylle. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 77 (1873), p. 596.*

40. **Chapman, P. A.**, *Notes on the geographical and seasonal variation of Heodes phlaeas in Western Europa. The Entom. Rec. and Journ. of Variation, Vol. 16, (1904), p. 167.*

41. — *Cossus ligniperda: Change of habit of larva when ichneumoned. The Entom. month. Magaz., (2) Vol. 9 (1898), p. 5.*

42. **Cholodkowsky, N.**, *Sur quelques variations artificielles du Papillon de l'Ordie (Van. urticae). Ann. Soc. Entom. France, T. 70 (1902), p. 174.*

43. — *Neue Versuche über künstliche Variationen von Van. urticae. Ztschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 1 (1905), p. 117.*

44. **Corun, M.**, *Études sur la Phylloxera vastatrix, Paris 1878.*

45. **Coste, F. H. P.**, *Contribution to the chemistry of Insect colors. Entomologist London, Vol. 23 (1890); Vol. 24 (1891).*

46. **Crampton, H. E.**, *An experimental study upon Lepidoptera. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 9 (1899), p. 293.*

47. **Dampf, A.**, *Ueber die Trutzstellung von Arctia caja. Ztschr. f. wiss. Insektenbiol. Berlin, Bd. 5 (1909), p. 242.*

47a. **Danilow, A.**, *Schädliche Insekten der Don-F6rsterei. Nachr. d. Forst-Institutes zu St. Petersburg 1900. Russisch.*

48. **Dannenberg, E.**, *Ueber Wesen und Wert der Temperaturvariationen. Insektenbörse, Bd. 23 (1906), p. 64.*

49. **Darwin, Ch.**, *Notes on the peculiar habits and changes which take place in the larva and pupa of Pap. Nireus. By Mrs. Barber. Transact. Entom. Soc. London, 1874, p. 519.*

50. **Dewitz, J.**, *Ueber die Herkunft des Farbstoffes und des Materiales der Lepidopterencocons. Zool. Anz., Bd. 27 (1903), p. 161 u. 617.*

51. — *Zur Verwandlung der Insektenlarven. Ebenda, Bd. 28 (1904), p. 166.*

52. — *Künstliche Verfärbung bei Insckten. Ebenda, p. 370.*

53. — *Die Farbe der Lepidopterencocons. Ebenda, Bd. 27 (1904), p. 617.*

54. — *Untersuchungen über die Verwandlung der Insektenlarven. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1902, p. 327 u. 425.*

55. — *Recherches experimentales sur la métamorphose des Insectes. Compt. rend. Soc. de Biol., T. 54 (1902), p. 44.*

56. — *Sur l'action des enzymes (oxydases) dans la métamorphos des Insectes. Ebenda, p. 45.*

57. — *Untersuchungen über die Verwandlung der Insektenlarven. (Arch. f. Physiol. (Engelmann) 1902, p. 327.*

57a. — *Weitere Mitteilungen zu meinen Untersuchungen über die Verwandlung der Insektenlarven. Ebenda, 1905, p. 425.*

57b. **Dewitz, J.**, *Untersuchungen über die Verwandlung der Insektenlarven. Ebendu, 1905, Suppl., p. 389.*
57c. — *Sur l'action des enzymes (oxydases) dans la metamorphose inseetes. C. R. Soc. Biol., Bd. 54 (1902), p. 45.*
57d. — *Ueber die Herkunft des Farbstoffes und des Maleriales der Lepidopterenkokons. Zool. Anz., Bd. 27 (1903), p. 161).*
57e. — *Zur Verwandlung der Insektenlarven. Ebenda, Bd. 28 (1904), p. 166.*
57f. — *Künstliche Verfärbung der Insekten. Ebenda, p. 370.*
58. — *Die Farbe der Lepidopterenkokons. Ebenda, Bd. 27 (1904), p. 617.*
59. **Deschamps, B.**, *Recherches microscopiques sur l'organisation des élytres des Coléoptères. Ann. d. Sc. nat., Zool., 3. Sér. T. 3 (1845).*
59a. **Dietze, K.**, *Beiiräge zur Kenntnis der Eupithecien. Entom. Ztschr. „Iris", Bd. 13 (1900), p. 306.*
— *Biologie der Eupithecien, Berlin (Friedländer und Sohn) 1913.*
60. **Dimmock, G.**, *The scales of Coleoptera. „Psyche", Journ. of Entom., Cambridge Mass. U. S., Vol. 85 (1883), p. 1.*
61. **Dönitz, A.**, *Ueber die Echtheit der Farbentöne der braunen und grünen Form von Ornithoptera zalmaxis. Insektenbörse, Bd. 16 (1899), p. 22.*
62. **Doherty, W.**, *A list of butterflies taken in Kumson. Journ. of the Asiatic Soc. of Bengal, Part II (Natural Sc.), Vol. 55, No. 2 (1886).*
63. **Dorfmeister, G.**, *Ueber Arten und Varietäten der Schmetterlinge. Mitteil. d. Naturw. Ver. f. Steiermark, Graz 1864, p. 95.*
64. — *Ueber die Einwirkung verschiedener Wärmegrade auf Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Ebenda, Jahrg. 1879, Graz 1880.*
65. **Edwards, W. H.**, *An abstract of Weisman's paper on the „Saison-Dimorphismus" of butterflies, to which is appended a statement of some experiments upon Pap. Ajax. Canad. Entom., Vol. 7 (1875), p. 228.*
66. — *An account of experiments which show the effect of cold in changing the form of certain butterflies. Ebenda, Vol. 9 (1877), p. 18 and 203.*
67. — *The butterflies of North Am., Vol. 1.*
68. — *An abstract of Dr. A. Weismanns paper on the Saisondimorphismus of butterflies to which is appended a statement of some experiments made upon Papilio Ajax. Canadian Entomologist, No. 7, 1875.*
69. — *Effects of cold applied to the chrysalidies of butterflies. Amer. Entom., Vol. 3 (1880), p. 110; Psyche, Vol. 3 (1880), p. 1, 15 and 75.*
70. **Eimer, Th.**, *Die Entstehung der Arten, Jena, G. Fischer, 1888.*
70a. — *„Orthogenesis der Schmetierlinge", Leipzig (Engelmann) 1897.*
70b. — *Artbildung und Verwandtschaft bei Schmetterlingen. I u. II. Jena, G. Fischer, 1889 u. 1895.*
71. **Escherich, K.**, *Ueber die Gesetzmäßigkeit im Abändern der Zeichnung bei Insekten. Dtsche. entom. Ztschr., 1892, p. 113.*
71a. **Exner, S.**, *Die Physiologie der fazettierten Augen der Insekten und Krebse. Wien (Deuticke) 1891.*
72. **Fasal, H.**, *Studien über Pigment. Biochem. Ztschr., Bd. 55 (1913), p. 393. Vgl. auch Eppinger, H., ebenda, Bd. 28 (1910), p. 181.*
73. **Federley, H.**, *Lepidopterologische Temperaturexperimente. Sep.-Abdr. a. d. Festschr. für Palmèn, No. 16, Helsingfors 1906.*
74. **Fischer, E.**, *Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturänderungen, Berlin (Friedländer u. Sohn) 1895.*
75. — *Neue Untersuchungen und Betrachtungen über das Wesen und die Ursachen der Aberrationen bei den Vanessen, Berlin (Friedländer u. Sohn) 1896.*
76. — *Zwei sonderbare Aberrationen von Van. antiopa und eine neue Methode zur Erzeugung der Kälteaberrationen. Illustr. Wochenschr. f. Entomol., Neudamm 1897.*
77. — *Beiträge zur experimentellen Lepidopterologie. Ebenda, Bd. 2—4, (1897—1899).*
78. — *Experimentelle kritische Untersuchungen über das prozentuale Auftreten der durch tiefe Kälte erzeugten Vanessen-Aberrationen. Soc. entom., Bd. 13 (1899), p. 169 u. 177.*
79. — *Ein weiterer Fall von Farbenmusterkopie auf der Puppenschale. Illustr. Ztschr. f. Entom., Bd. 4 (1899), p. 186.*
80. — *Dritte Mitteilung über Farbenmusterkopie bei Falterpuppen. Ebenda, Bd. 5 (1900), p. 154.*
81. — *Weitere Untersuchungen über das prozentuale Auftreten der Vanessen-Aberrationen. Soc. entom., Bd. 16 (1901), p. 49 u. 58.*
82. — *Lepidopterologische Experimentalforschungen. Illustr. Ztschr. f. Entom., Bd. 5 (1900), p. 4 u. 20.*

83. **Fischer, E.**, *Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allgem. Ztschr. f. Entom., Bd. 6 (1901), p. 49, 363, 377.*
84. — *Weitere Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Ebenda, Bd. 7 (1902), p. 129, 161, 201, 241, 266, 301, 452, 476, 506, 521.*
85. — *Lepidopterologische Experimentalforschungen. Ebenda, Bd. 6 (1901); Bd. 8 (1903).*
86. — *Natürliche und künstliche Umformung der Lebewesen. Ber. d. Naturw. Ges. in St. Gallen, 1902.*
87. **Fickert, C.**, *Ueber die Zeichnungsverhältnisse der Gattung Ornithoptera. Zool. Jahrb., Abt. f. System., Bd. 4 (1889), p. 692.*
88. **Field, A. M.**, *A contribution to the study of individual variations in the wings of Lepidoptera. Proc. Amer. Ac. Arts. Sc., Vol. 33 (1898), p. 389.*
89. **Foges, A.**, *Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Pflügers Arch., Bd. 93 (1903).*
90. **Forel, A.**, *Zur Farbenbildung der Raupe von Saturnia carpini. Biol. Ctbl., Bd. 28 (1908), p. 447.*
91. **Formanek, J.**, *Die qualitative Spektralanalyse anorganischer und organischer Körper, 2. Aufl., Berlin 1905.*
92. **Fredericq, L.**, *Sur le sang des Insectes. Bull. Acad. Sc. Belg., (3) T. 1 (1881), p. 487.*
93. **Friedmann, F.**, *Ueber die Pigmentbildung in den Schmetterlingsflügeln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54 (1899), p. 85.*
94. **Frings, C.**, *Ueber einige Aberrationen und Varietäten aus der Bonner Gegend. Soc. entom., Bd. 8 (1893), p. 3.*
95. — *Experimente mit niedrigster Temperatur im Jahre 1897. Soc. entom., Bd. 13 (1898). Idem 1898, ebenda Bd. 14 (1899); idem 1899, ebenda, Bd. 15 (1900); idem 1900, ebenda, Bd. 16 (1901); idem 1901, ebenda, Bd. 17 (1902); idem 1902, ebenda, Bd. 18 1903); idem 1903—1904, ebenda, Bd. 19 (1905).*
96. — *Besprechung einiger merkwürdiger Aberrationen. Ebenda, Bd. 13 (1893), p. 129.*
97. — *Vorliebe der Lepidopteren für ihnen gleichartige Farben. Ebenda, Bd. 14 (1899), p. 9.*
98. — *Aufhebung des sexuellen Färbungsdimorphismus durch Einwirkung abnormer Temperatur bei Lepidopteren. Ber. d. Vers. d. Bot. u. Zool. Ver. Rheinland-Westfalen Barmen-Bonn, 1907.*
99. **v. Frisch, K.**, *Ueber farbige Anpassung bei Fischen. Spengel, Zool. Jahrb., Bd. 32, Abt. f. allgem. Zool. u. Phys., 1912, p. 171.*
100. **Fritze, A.**, *Ueber Saisondimorphismus und Polymorphismus bei japanischen Schmetterlingen. Ber. d. Naturw. Ges. zu Freiburg i. B., Bd. 8 (1894). Festschrift zum 60. Geburtstag A. Weismanns, p. 152.*
101. **Fromholz, C.**, *Ueber Mißbildungen bei Schmetterlingen, besonders der Flügel. Berlin. Entom. Ztschr., Bd. 32 (1888), p. 225.*
101a. **Fruhstorfer, H.**, *Tonkin-Pieriden. Soc. entom., Bd. 18 (1903), p. 41.*
102. **Fuchs, R. F.**, *E. Fischers (Zürich) experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 16 (1903), p. 651.*
103. — *Die physiologische Funktion der Pigmentzellen. Die Naturwissenschaften, 1. Jahrg. (1913), p. 903.*
104. **v. Fürth, O.**, *Vergleichend-chemische Physiologie der niederen Tiere, Jena, G. Fischer, 1903.*
105. — *und* **Schneider, H.**, *Ueber tierische Tyrosinasen und ihre Beziehungen zur Pigmentbildung. Hofmeisters Beitr. zur chem. Physiol., Bd. 1 (1902), p. 229.*
106. — *und* **Jerusalem, E.**, *Zur Kenntnis der melanotischen Pigmente und der fermentativen Melaninbildung. Ebenda, Bd. 10 (1907), p. 131.*
107. — *Physiologische und chemische Untersuchungen über melanotische Pigmente. Ctbl. f. allgem. Path. u. path. Anat., Bd. 15 (1904), p. 618.*
108. — *Tierische Farbstoffe, Melanine und sonstige Farbstoffe. Handb. d. Biochemie, Jena, G. Fischer, 1909, Bd. 1, p. 743.*
109. **Garbowsky, T.**, *Deszendenztheoretisches über Lepidopteren. Biol. Ctbl., Bd. 15 (1895), p. 657.*
109a. **Gartner, A.**, *Ueber Colias myrmidone. Wiener Entom. Monatsschr., Bd. 5 (1861), p. 306.*
110. **Gauckler, H.**, *Eine Winterzucht von Arctia caja mit einigen Bemerkungen über die Entstehung von Aberrationen. Illustr. Wochenschr. f. Entom., Bd. 2 (1897), p. 500.*
111. — *Ueber Mißbildungen und Formänderungen der Schmetterlingsflügel und deren Entstehungsursachen. Ebenda, p. 84, 374 u. 417.*
112. — *Anpassung und Schutzfärbung. Ebenda, p. 14.*

113. **Gauckler, H.,** *Der Einfluß des Wassers auf das Leben der Raupen. Ebenda, p. 295.*
114. — *Untersuchungen über beschleunigte Entwicklung überwinternder Puppen (Treiben der Puppen I u. II). Illustr. Ztschr. f. Entom., Bd. 4 (1899); Bd. 5 (1900).*
115. — *Entstehung von Lepidopterenvarietäten durch Nahrungswechsel. Entom. Nachr., Bd. 8 (1882), No. 20, p. 275.*
116. — *Einfluß hoher Temperaturen auf den Organismus von Insekten. Ebenda, Bd. 12 (1886), No. 16, p. 246.*
117. — *Experimente mit niedrigen Temperaturen an Vanessapuppen. Isis, Bd. 2 (1896), p. 394; Bd. 2 (1898), p. 14.*
118. — *Eine Winterzucht von Arctia caja etc. Illustr. Wochenschr. f. Entom., Bd. 2 (1897), p. 500.*
119. **Gebhardt, F. A. M. W.,** *Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der Liesegangschen Niederschläge in Kolloïden. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. Halle, 1912, p. 179.*
120. **Geddes, F.,** *Sur la chlorophylle animale. Arch. Zool. expérim., T. 8 (1879/80), p. 51.*
121. **Gessard, C.,** *Tyrosinase animale. Compt. rend. Soc. de Biol., T. 54 (1902), p. 1304.*
122. — *Sur deux phénomènes de coloration, dus à la tyrosinase. Ebenda, T. 57 (1904), p. 285.*
123. — *Sur la coloration de la mouche dorée. Ebenda, p. 320.*
124. — *Sur la tyrosinase dans la mouche dorée. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, T. 139 (1904), p. 644.*
125. **Geyer, K.,** *Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhämolymphe und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 105 (1913), p. 350.*
126. **Giardina, A.,** *Ueber das Schlüpfen der Larven von Ameles spalangania. Illustr. Ztschr. f. Entom., Bd. 5 (1900), p. 280.*
127. **Goldschmidt, R.,** *Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. I. Ztschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, Bd. 7 (1912), p. 1.*
128. **Gould, L. J.,** *Experiments in 1890 and 1891 on the colour-relations between certain lepidopterous larvae and their surroundings etc. Trans. Ent. Soc. London, 1892, Part III.*
129. **Goureau, E.,** *Mémoire sur l'irisatiou des ailes des Insectes. Ann. de la Soc. entom. France, (2. Sér.) T. 1 (1843), p. 201.*
130. **Gortner, K. A.,** *A contribution to the study of the oxydases. Journ. of the Chem. Soc. London, Vol. 98 (1910), p. 110.*
131. — *The origin of the brown pigment in the integuments of the larva of Tenebrio molitor. Journ. of biol. Chem., Vol. 7 (1910), p. 365.*
132. — *Studies on melanin. The pigmentation of the adult periodical cicada. Ebenda, Vol. 10 (1911), p. 89.*
132a. — *The origin of the pigment and the color pattern in the elytra of the Colorado potato beetle (Leptinotarsa decemlineata). Americ. Naturalist, Bd. 45 (1911).*
133. — *The origin of the pigment and the colour pattern in the elytra of the Colorado Potato Beetle (Leptinotarsa decemlineata). Amer. Naturalist, Vol. 45 (1911).*
133a. — **Gross, J.,** *Ueber einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation. Biol. Ctbl., Bd. 26 (1906), p. 395.*
134. **Graber, Vitus,** *Die Insekten, I. u. II. Teil. „Naturkräfte", Bd. 22, München-Oldenburg 1877.*
135. **Griffiths, A. B.,** *La coleopterin, un pigment rouge dans les élytres de quelques Coléoptère. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, T. 124 (1897), p. 1460.*
136. — *On the blood of the invertebrata. Proc. R. Soc. Edinburgh. Vol. 18 (1891), p. 288; Vol. 19 (1892), p. 116.*
137. — *Recherches sur les couleurs de quelques Insectes. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, T. 115 (1892), p. 958. Vgl. auch Chem. News, Vol. 66, p. 305, und Journ. of Chem. Soc., Vol. 64, p. 236.*
138. — *Sur un pigment brun dans les élytres de Curculio cupreus. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, T. 120 (1895), p. 1064.*
139. — *Sur la coloration de la mouche dorée. Compt. rend. Soc. de Biol. Paris, T. 57, (1901), p. 320.*
140. — *Experiments upon the colour-relation between the pupae of Pieris rapae and their immediate surroundings. Trans. Ent. Soc. London, 1888, p. 247.*
141. **Grosser, P.,** *Geologische Reisebriefe. Gäa, Bd. 32 (1896).*
141a. **Grützner, P.,** *Ein Modell des fazettierten Insekten anges. Festschr. f. Richet 1912.*

142. **Haase, Er.**, *Untersuchungen über die Mimicry auf Grundlage eines natürlichen Systemes der Papilioniden. Bibl. zool. III, 8 Heft I, 1891, p. 1—120; II, 1893, p. 1—161.*
143. **Habich, O.**, *Ueber den Einfluß des Futters auf die Färbung und Zeichnung der Raupen des Genus Eupithecia. Entom. Ztg., Stettin 1891, p. 36.*
144. **Hagen, H. A.**, *On the colour and pattern of insects. Proc. Amer. Acad. Arts and Sc., Vol. 17 (1882), p. 234.*
144a. **Hammerling, H.**, *Ueber die Hautfarbe der Insekten. Inaug.-Diss. med., Bonn 1878.*
145. **de la Harpe, J.**, *Einwirkung der Temperatur und anderer Einflüsse auf die Farben der Schmetterlinge. Verh. d. Schweiz. nat. Ges., 1348, p. 56.*
146. **Heer, O.**, *Einfluß des Alpenklimas auf die Farbe der Insekten. Froebel u. Heer, Mitt. a. d. Gebiete der theor. Erdkunde, Bd. 1 (1836), p. 161.*
147. **Heim, F.**, *Le pigment rouge écarlate des téguments du Trombidium. Bull. Soc. entom. France, 1892, p. XLIX.*
148. **Hein, E.**, *Etwas über Kunstzüchtung. Entom. Ztschr., Guben Bd. 8 (1894), p. 81.*
149. — *Meine Zuchtversuche. Soc. entom., Bd. 9 (1894), p. 65.*
150. — *Achtung. Ebenda, p. 92.*
151. — *Resultate unserer Zuchtversuche. Ebenda, p. 83.*
152. **Heissler, L.**, *Raupenfütterung mit präpariertem Futter. Soc. entom., Bd. 9, 1894, p. 106.*
153. — *Meine Zuchtversuche. Ebenda, p. 73.*
154. — *Noch einmal „präpariertes Futter“. Ebenda, Bd. 10 (1895), p. 73.*
155. **Hemmerling, H.**, *Ueber die Hautfarbe der Insekten. Dissert. Bonn 1878.*
156. **Herold, J. M.**, *Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge, Marburg 1815.*
157. **Hetschko, A.**, *Ueber die Entstehung der Zeichnung bei Schmetterlingsraupen. Jahresber. d. Akad. nat. Ver. Graz, Bd. 3 (1877), p. 47.*
158. **Hofbauer, C.**, *Beiträge zur Kenntnis der Insektenflügel. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 54 (1892).*
159. **Hoffer, E.**, *Ueber das Farbenvariieren der Hummeln. Mitt. d. Naturw. Ver. für Steiermark, Jahrg. 1904, Graz 1905.*
160. **Hollande, A. Ch.**, *Étude physico-chimicale du sang de quelques Insectes. Univ. Grenoble, T. 19 (1907), p. 64.*
161. — *Contribution à l'étude du sang des Coléoptères. Arch. de Zool. expér. (5) T. 2 (1909), p. 271.*
162. **Hopkins, F. G.**, *The pigments of the Pieridae; Contribution to the study of excretory substances, which function in ornaments. Phil. Transact. London., Vol. 186 (1895), p. 661.*
163. — *Pigments of Lepidoptera. Nature, Vol. 45 (1892), p. 581.*
164. — *Uric acid derivatives functioning as pigments in butterflies. Proceed. Chem. Soc. London, Vol. 5 (1889), p. 117; ref. in Nature, Vol. 40, p. 335.*
165. — *The pigments in yellow butterflies. Nature, Vol. 45, (1891), p. 197.*
166. — *The pigments of the Pieridae. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 57 (1894), No. 340, p. 5.*
167. — *Note on a yellow pigment in butterflies. Proc. Chem. Soc. London, Vol. 5 (1889), p. 117.*
168. **Intire, Mc**, *Minute structure of the scales of insects. Monthly Micr. Journ., Vol. 5.*
169. **Ishizaka, Tomotaro**, *Ueber künstliche Melanine und das natürliche im Organismus des Maikäfers vorkommende Melanin. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 58 (1908), p. 198.*
170. **Iwanowsky, D.**, *Kolloïdales Chlorophyll und die Verschiebung der Absorptionsbänder in lebenden Pflanzenblättern. Biochem. Ztschr., Bd. 48 (1913), p. 328.*
171. **Jakobi, A.**, *Mimikry und verwandte Erscheinungen, Braunschweig, Vieweg & S., 1913.*
172. — *Die Bedeutung der Farben im Tierreich. Gem.-verständl. Darwinist. Vortr., herausg. von W. Breitenbach, Brackwede.*
173. — *Ueber die Entwicklung der Zeichnung an den Schmetterlingsflügeln. Arb. d. Naturf. Ges. in Kasan, Bd. 21 (1889), p. 1.*
174. **Jacobson, G.**, *Ueber die Flügeldeckenmakeln der Coccinelliden. Horae Soc. Ent. Rossicae, Bd. 34 (1900), p. VI.*
175. **Kamensky, S. N.**, *Fütterungsversuche der Seidenraupen mit färbbaren Stoffen. Arb. der kaukas. Seidenzucht-Stat., Bd. 4 (1891), Tiflis 1892, p. 96.*
176. — *Die Aufzucht der Seidenraupe mit Blättern von Taraxacum und Schwarzwurzel. Ebenda, Bd. 4 (1891), p. 101, u. Bd. 6 (1892), p. 9.*
177. — *Zur Frage über das Eineignen von den Organismus der Seidenraupe färbenden Stoffen, die mit der Nahrung eingeführt werden. Ebenda, Bd. 6 (1892), p. 8.*

178. **Kapzow, S.**, *Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula bei Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 98 (1911), p. 297.*

179. **Kathariner, L.**, *Färbungsanomalien bei Tagfaltern. Illustr. Ztschr. f. Entomol., Bd. 4 (1899), p. 74.*

180. — *Ueber die Beziehungen der Zeichnung von Vorder- und Hinterflügel bei Lepidopteren. Insekt.-Börse, Bd. 17 (1900), p. 164.*

181. — *Versuche über die Ursache des partiellen Albinismus bei Schmetterlingen. Illustr. Zeitschr. f. Entom., Bd. 5 (1900), p. 321.*

182. — *Versuche über den Einfluß der verschiedenen Strahlen des Spektrums auf Puppe und Falter von Van. urticae und io. Ebenda, Bd. 5 (1900), p. 361 u. 377; ferner Bd. 6 (1901), p. 7.*

183. **Keller, C.**, *Reisestudien in den Somaliländern. Globus, Bd. 69 u. 70 (1896).*

184. **Kellog, V. L.**, *und* **Bell, R. G.**, *Variations induced in larval, pupal and imaginal stages of Bombyx mori by controlled varying ford supply. Science, N. S. Vol. 18 (1903), p. 741.*

185. **Knatz, L.**, *Ueber die Farben der Lepidopteren. 29. u. 30. Ber. des Ver. f. Naturk. zu Cassel, 1883, p. 71.*

186. **Koch, G.**, *Die indo-australische Lepidopterenfauna nebst Abhandlung über die Entstehung der Farben in der Puppe, 2. Aufl., Berlin 1873.*

187. **Kolbe, H. J.**, *Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin 1889—93.*

188. **Kopec, St.**, *Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie, 1908, p. 893.*

189. — *Ueber morphologische und histologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Ebenda, 1910, p. 186.*

190. — *Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 33 (1911), p. 1.*

191. **Korschelt, E.**, *Beeinflussung der Komponenten bei Transplantationen. Med.-nat. Arch., Bd. 1 (1908).*

191a. **Kosminsky, P.**, *Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge. (Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 17 (1909) und Abt. f. allgem. Zool., Bd. 30 (1909).*

192. **Kossogonow, J.**, *Ueber optische Resonanz. Physik. Ztschr., Jahrg. 4, 1903, p. 208 u. p. 518.*

193. **Kramer, P.**, *Reflexionen über die Theorie des Saisondimorphismus. Arch. f. Naturgesch., Bd. 44 (1878), p. 411.*

194. **Krodel, E.**, *Durch Einwirkung niederer Temperatur auf das Puppenstadium erzielte Aberrationen von Lycaena-Arten. Allgem. Ztschr. f. Entom., Bd. 9 (1904).*

195. **Krüger, E.**, *Ueber die Entwicklung der Flügel der Insekten, besonders der Deckflügel der Käfer. Inaug.-Diss. Göttingen, 1898.*

196. **Krukenberg, C. F. W.**, *Die Pigmente, ihre Eigenschaften, ihre Genese und ihre Metamorphosen bei wirbellosen Tieren. Vgl.-physiol. Studien, II. Reihe, 3. Abt., 1882, p. 1.*

197. — *Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Farbstoffe und der Farben. Vgl.-physiol. Vortr., Heidelberg, Winter, 1886, p. 83.*

198. — *Zur Kenntnis der Verbreitung der Lipochrome im Tierreiche. Vgl.-physiol. Studien, II. Reihe, 3. Abt., 1882, p. 92.*

199. — *Ueber tierische Farbstoffe und deren physiologische Bedeutung. Ebenda, I. Reihe, 2. Abt., p. 65.*

200. — *Ueber die melanotischen Verfärbungen der Uranidine. Ebenda, II. Reihe, 3. Abt., p. 41.*

201. **Kunkel d'Herculais**, *Le criquet pèlerin (Schistocerca peregrina) et ses changements de coloration. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, T. 114 (1892), p. 240.*

201a. — *Les grands Aeridicus . . . et leur changement de couleur snivant les ages et les saisons. Ebenda, Vol. 131 (1900), p. 958.*

202. **Kusnezow, N. J.**, *Temperaturversuche an Catocala fraxini. Rev. Russe Ent. T. 1 (1901), p. 225.*

203. — *Zur Frage über die Lichtexperimente mit Lepidopteren. Ztschr. f. wiss. Insektenbiologie, Bd. 2 (1906), p. 43.*

204. **de Lafitole, Marquis**, *Simples notes. Pet. Nouv. Entomol., No. 154, 1876, p. 62.*

205. **Landois, H.**, *Beobachtungen über das Blut der Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 14 (1864), p. 55.*

206. **Lang, A.**, *Referat über Standfuss' Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge für Forscher und Sammler, 2. Aufl., Jena, G. Fischer. Biol. Ctbl- Bd. 16 (1896), p. 466.*

207. **Lankester-Ray, E.**, *On the green pigment in the intestinal wall of the Annelid Chaetopterus. Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 40 (1898), p. 452.*

208. **Latham, A. G.**, *The causes of the metallic lustre of the scales on the wings of certain moths. Proc. Lit. Philosoph. Soc., Vol. 3, Manchester 1864, p. 198 und Quart. Journ. mikr. Sc. N. S. IV, 1864.*

208a. **Lehmann, O.**, *Zur Biologie der Raupe von Eriopus purpureofasciata. (Ztschr. f. Entom., N. F. IX, Breslau 1884, p. 26.*

209. **Leydig, Fr.**, *Bemerkungen über Farben der Hautdecke und Nerven der Drüsen bei Insekten. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 12 (1876), p. 536.*

210. **v. Linden, Gräfin M.**, *Untersuchungen über die Entwicklung der Zeichnung der Schmetterlingsflügel in der Puppe. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 65 (1898), p. 1.*

211. — *Idem. Ill. Ztschr. f. Entom., Bd. 3 (1898), p. 321, und Bd. 4 (1899), p. 19.*

212. — *Versuche über den Einfluß äußerer Verhältnisse auf die Gestaltung der Schmetterlinge. Ebenda, Bd. 4 (1899).*

213. — *Piepers: Die Farbenevolution bei den Pieriden. Ebenda, p. 300.*

214. — *Die Flügelzeichnung der Insekten. Biol. Ctbl., Bd. 21 (1901).*

215. — *Hautsinnesorgane auf der Puppenhülle von Schmetterlingen. Verhandl. d. Dtsch. Zool. Ges., 1902, p. 123.*

216. — *Morphologische und physiologische Ursachen der Flügelzeichnung und -Färbung der Insekten. Verhandl. d. V. internat. Zool.-Kongr. Berlin 1901, Jena 1902, p. 831.*

217. — *Zusammenfassende Darstellung der experimentellen Ergebnisse über den Einfluß der Temperatur während der Puppenentwicklung. Zool. Ctbl., Bd. 9 (1902), No. 19 f.*

218. — *Die gelben und roten Farbstoffe der Vanessen. Biol. Ctbl., Bd. 23 (1903).*

219. — *Neue Untersuchungen über die Farben der Schmetterlinge. Leopoldina, 1903, p. 110 u. 116.*

220. — *Le dessin des ailes des Lepidoptères. Ann. de Sc. nat., (8) Zool., T. 14 (1902), p. 1.*

221. — *Das rote Pigment der Vanessen. Verhandl. d. Dtsch. Zool. Ges., 1903, p. 53.*

222. — *Die Ergebnisse der experimentellen Lepidopterologie. Biol. Ctbl., Bd. 24 (1904), p. 515.*

223. — *Der Einfluß des Stoffwechsels des Schmetterlingspuppe auf Flügelfärbung und Zeichnung des Falters. Arch. f. Rass.- u. Gesellsch.-Biol., Bd. 1 (1904), p. 477.*

224. — *Ueber die Veränderung der Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge durch anormale Lebensbedingungen während der Puppenruhe. Sitz.-ber. d. Niederrhein. Ges., Bonn 1904, p. 25.*

225. — *Physiologische Untersuchungen an Schmetterlingen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 82 (1905) p. 411.*

226. — *Recherches morphologiques, physiologiques et chimiques sur la matière colorante des Vanesses. Ann. Sc. nat., (8) T. 20 (1905), p. 295.*

227. — *Morphologische und physiologisch-chemische Untersuchungen über die Pigmente der Lepidopteren. Pflügers Arch., Bd. 98 (1903), p. 1.*

228. — *Untersuchungen über die Veränderung der Schuppenfarben und -formen während der Puppenentwicklung von Pap. Podalirins. Biol. Ctbl., Bd. 26 (1906), No. 17/18, p. 580.*

229. — *Ueber den Einfluß der O-Entziehung während des Puppenlebens auf die Gestaltung der Schmetterlinge. Mitteil. d. Schweiz. Entom. Ges., Bd. 11 (1905), p. 82.*

230. **Loeb, J.**, *Einfluß des Lichtes auf die Oxydationsvorgänge im Tierorganismus. Pflügers Arch., Bd. 42 (1888), p. 393.*

231. **Loewy, A.**, *Neuere Untersuchungen zur Physiologie der Geschlechtsorgane. Ergeb. d. Phys., Jahrg. 2 (1903), Abt. 1, p. 20.*

232. **v. Lomnicki, Ritter J.**, *Erythropodismus der Leuchtkäfer. Zool. Anz., Bd. 21 (1898), p. 355.*

233. **Lutz, K. G.**, *Das Bluten der Coccinelliden. Zool. Anz., Jahrg. 18 (1895), p. 244.*

234. **Macchiati, L.**, *La clorophilla negli Afidi. Bull. Soc. entomolog. Ital., Vol. 15 (1883), p. 163.*

235. **Mac Munn, M. A.**, *Further observations on some of the applications of the spectroscope in biology, with special reference to the presence of chlorophyll in animals. Proceed. of the Birmingham Philos. Soc., Vol. 5, Part 1, p. 177.*

236. — *On the occurrence of chlorophyll in animals. Rep. 53. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc., 1883, p. 532.*

237. — *Further observations on enterochlorophyll and allied pigments. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 38 (1885), p. 319.*

238. — *Animal chromatology. Proc. of the Birmingham Philosoph. Soc., 1882/83, p. 351.*

239. **Mallock, A.**, *Note on the iridescent colours of Birds and Insects. Proc. Roy. Soc., Ser. A, Vol. 85 (1911), p. 598.*

240. ***Mandoul, H.***, *Recherches sur les colorations tegumentaires. Ann. d. Sc. nat., (8) Zool., T. 18 (1903), p. 224—460.*

241. ***Mayer, A. G.***, *On the colour and colour-patterns of moths and butterflies. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., Vol. 27 (1897), p. 243.*

242. — *Idem. Bull. of the Mus. of compar. Zool. at Harvard College Cambridge Mass., Vol. 30 (1897), No. 4, p. 169.*

243. — *The development of the wing scales and their pigments in butterflies and moths. Ebenda, Vol. 29 (1896), No. 5, p. 209.*

244. ***Meisenheimer, Joh.***, *Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. I. Ueber den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei Schmetterlingen, Jena, G. Fischer, 1909.*

245. — *Idem. II. Ueber den Zusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei Fröschen. Festschr. zum 60. Geburtst. von Spengel, Sep.-Abdr., Jena, G. Fischer, 1912.*

246. — *Aeußere Geschlechtsmerkmale und Gesamtorganismus in ihren gegenseitigen Beziehungen. Verhandl. d. Dtsch. Zool. Ges., 1913.*

247. ***Meldola, R.***, *On a certain class of variable protective colouring in Insects. Proc. Zool. Soc. London, 1873, p. 153.*

248. — *The action of light upon the sensitive skin of a pupa had no analogy with its action on any known photographic chemical. Proc. Entom. Soc. London, 1874, p. XXIV.*

249. ***Melichar, L.***, *Beitrag zur Kenntnis der Schutzfärbung, Mimicry bei Homopteren. Entom. Jahrb., Bd. 13 (1904), p. 213.*

249a. ***Menzel, Hedwig***, *Einfluß der äußeren Umgebung auf der Färbung der Schmetterlingsraupen. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Phys., Bd. 33 (1913), p. 235.*

250. ***Mereschkowsky, K. S.***, *Materialien zur Kenntnis der tierischen Pigmente. Ber. d. Petersburger Akad. d. Wiss., Bd. 47 (1884), No. 2.*

251. ***Merrifield, F.***, *Systematic temperature experiments on some Lepidoptera in all their stages. Transact. Entom. Soc. London, Part 1, 1890, p. 131.*

252. — *Artificial temperature effects on the colouring of several species of Lepidoptera. Repr. Entom. Soc. London, 1891.*

253. — *Conspicuous effects on the markings and colouring of Lepidoptera caused by exposure of the pupae to different temperature conditions. Transact. Entom. Soc. London, Part 1, 1891, p. 155.*

254. — *The effects of artificial temperature on the colouring of several species of Lepidoptera with an account of some experiments on the effect of light. Ebenda, 1892, p. 33.*

255. — *The effects of temperature in the pupal stage on the colouring of Pieris napi, Vanessa atalanta, Chrysophanus phlaeas etc. Ebenda, 1893, p. 55.*

256. — *The colouring of Chrysophanus phlaeas affected by temperature. Entomologist, Vol. 26 (1893), p. 333.*

257. — *Temperature experiments in 1893 on several species of Vanessa and other Lepidoptera. Transact. Entom. Soc. London, Part 3, 1894, p. 425.*

258. — *Experiments in temperature variation on Lepidoptera and their bearing on theories of heredity. Proc. Entom. Soc. London, Part 1, 1894.*

259. — *Recent examples of the effect on Lepidoptera of extreme temperature applied in the pupal stage. Proc. South Entom. and Nat.-Hist. Soc. London, 1897.*

260. — *The colouring of pupae of Pap. machaon and Pieris napi caused by the exposure to coloured surroundings of the larvae preparing to pupate. Transact. Entom. Soc. London, Part 4, 1898, Proc., p. XXX.*

261. — *Gradual formation of pigment on the dark pupa of Pap. machaon. Entom. Record. Journ. Variat., Vol. 11 (1899), No. 10.*

262. — *The colour-relation between the pupae of Pap. machaon, Pieris napi etc. and the surroundings of the larvae preparing to pupate. Transact. Entom. Soc. London, 1899, p. 369.*

263. — *On the colour of pupae in relation to their surroundings. Transact. Union of South-Eastern Sc. Soc., 1900, p. 30.*

264. ***Meyer-Dür, H.***, *Ueber klimatische und geognostische Einflüsse auf Farben und Formen der Schmetterlinge. Act. Soc. Helv. Sc. natur. réunie à Sion 1852, 37. sess., p. 145.*

265. ***Michelson, A. A.***, *Ueber metallische Farben bei Vögeln und Insekten. Philosoph. Magaz., Ser. 6, Bd. 21 (1911), p. 554.*

265a. ***Minot, Ch. S.***, *Zur Kenntnis der Insektenhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 28.*

266. ***Möller, L.***, *Die Abhängigkeit der Insekten von ihrer Umgebung. Inaug.-Diss. Leipzig, 1867.*

267. ***Möller, L.***, *The colour of insects dependent on their food. Sc. Cossip, 1870, p. 247.*

267a. ***Müllenberger, H.***, *Ueber Schmetterlingszucht. Ver. Luxemburg. Naturf. 1905, No. 6.*

268. ***Müller, Fritz,*** *Die Farbe der Puppen von Pap. Podalirius. Kosmos, Jahrg. 12, Bd. 6 (1882/83), p. 448.*

269. ***Müller, Herm.***, *Schützende Aehnlichkeit einheimischer Insekten. Kosmos, Bd. 3 (1879/80), p. 29 u. 114.*

270. ***Müller, Fritz,*** *und* ***Hagen, H. A.***, *The colour and patterns of insects. Kosmos, Bd. 13 (1886), p. 406.*

271. ***Neuhauss, R.***, *Direkte Farbenphotographie durch Körperfarben. Photogr. Rundschau, 1902, p. 1.*

272. — *Die Farbenphotographie. Enzyklopädie der Photographie, Halle 1898, No. 33.*

273. ***Newbigin, M. J.***, *The colours and pigments of butterflies. Nat. Sc., Vol. 14 (1899), p. 138.*

273a. — *Colour in nature, London (J. Mumay) 1898.*

274. ***de Nicéville, Lyonel,*** *List of the butterflies of Calcutta and its neighbourhood, with notes on habits, food plants etc. Journ. of the Asiatic of Bengal, Part 2 (Nat.Hist.), Vol. 54 (1885), No. 1—3. Uebers. in d. Stettiner Entom. Ztg., 1893, p. 290.*

275. ***Nussbaum, M.***, *Innere Sekretion und Nerveneinfluß. Ergeb. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 15 (1905).*

276. — *Einfluß des Hodensekretes auf die Entwicklung der Brunstorgane des Landfrosches. Verhandl. d. Nat.-hist. Ver. f. Rheinl.-Westf., Jahrg. 62 (1905).*

277. — *Hoden und Brunstorgane des braunen Landfrosches. Pflügers Arch., Bd. 126 (1909), p. 120.*

277a. ***Ohaus, Fr.***, *Die Rutaliden meiner Sammelreise in Südamerika. D. Entom. Ztschr. 1908.*

278. ***Ostwald, Wolfg.***, *Ueber die Lichtempfindlichkeit tierischer Oxydasen. Habil.-Schrift, Leipzig 1908.*

279. ***Oudemans, J. Th.***, *Falter aus kastrierten Raupen. Zool. Jahrb. Spengel, Abt. f. Syst., 1898, p. 71.*

280. — *Étude sur la position de repos des Lépidoptères. Verhandl. Akad. Wetensch., 2. Ser. Deel 10, No. 1, Amsterdam 1904.*

280a. ***Pabst, A.***, *Die Nymphaliden-Gattungen Vanessa Melitaea, Argynuis etc. der Umgebung von Chemnitz. Ent. Jahrb., Bd. 11 (1902), p. 136.*

281. ***Petersen, W.***, *Zur Frage der Chromophotographie bei Schmetterlingspuppen. Sitz.-ber. d. Dorpater naturf. Ges., Bd. 9 (1890), p. 233.*

282. ***Petrunkewitsch, A.***, *Die Verdauungsorgane von Blatta orientalis und germanica. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 13 (1900).*

283. ***Philipps, J.***, *Ueber Farbenveränderungen bei Schmetterlingen auf chemischem Wege. Entom.-Ztschr., Bd. 8 (1894), p. 142.*

284. ***Phisalix, M. C.***, *Recherches sur la matiere pigmentaire rouge de Pyrrhocoris apterus. Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, T. 118 (1894), p. 1282.*

285. — *Sur le changement de coloration des larves de Phyllodromia germanica. Compt. rend. Soc. de Biol., T. 57 (1905), p. 17.*

286. ***Pictet, A.***, *Sur le développement aérien des ailes des Lépidoptères. Arch. de Phys. et Nat., (4), T. 7, Genève 1899, p. 281.*

287. — *Influence des changements de nouriture des chenilles sur le développement de leurs papillons. Ebenda, T. 14 (1902), p. 537.*

288. ***Piepers, M. C.***, *Ueber die Farbe und den Polymorphismus der Sphingidenraupen. Tijdschr. voor Entom., Bd. 40 (1897), p. 27.*

289. — *Die Farbenevolution bei den Pieriden. Tijdschr. Nederland. Dierkund. Vereenig. (2), Deel 5 (1898), p. 70.*

290. — *Mimicry, Selektion, Darwinismus, Leiden 1903.*

290a. ***Plate, L.***, *Selektionsprinzip, Leipzig (Engelmann) 1908.*

291. ***Pocklington, M.***, *Ueber Chlorophyll in Cantharidenflügeldecken. Pharm. Il. Transact., Vol. 3, p. 681 u. 949; auch in Jahr.-ber. über d. Fortschr. d. reinen Chemie, 1873, p. 425.*

292. ***Podiapolsky, P.***, *Ueber das grüne Pigment der Locustiden. Zool. Anz., Bd. 31 (1907), No. 11/12, p. 362.*

293. ***Pollack, W.***, *Einfluß des Futterkrautes auf die Färbung der Imago von Arctia caja. XIV. Jahr.-ber. zool. Sekt. d. westfäl. Provinz-Ver., Münster 1886, p. 25.*

294. **Poulton, E. B.,** *The essential nature of the colouring of phytophagous larvae (and their pupae) with an account of some experiments upon the relation between the colour of such larvae and that of their food-plants. Proc. of the Roy. Soc. London, Vol. 38 (1884/85), p. 269.*
295. — *The experimental proof that the colours of certains Lepidopterous larvae are largely due to modified plant-pigments, derived from food. Ebenda, Vol. 54 (1893), p. 41.*
296. — *Ebenda, p. 417.*
297. — *The colours of animals. Internat. scientific series 68, London (Kegan Paul) 1890.*
298. — *A further inquiry into a special colour-relation between the larva of Smerinthus ocellatus and its food-plants. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 40 (1886), p. 135.*
299. — *An inquiry into the cause and extent of a special colour-relation between certain exposed Lepidopterous pupae and the surfaces, which immediately surround them. Ebenda, Vol. 42 (1887), p. 94 und Philos. Transact., Vol. 178 (1887), p. 311.*
300. — *Further experiments upon the colour-relation between certain Lepidopterous larvae, pupae, cocons and imagines and their surroundings. Transact. Entom. Soc. London, 1892, p. 293.*
301. — *The experimental proof that the colours of eertain Lepidopterous larvae are largely due to modified plant pigments derived from food. Nature, Vol. 48 (1893), p. 239).*
302. **Prehn, E.,** *Ueber die Färbung der Lepidopteren. Ill. Wochenschr. f. Entom., Bd. 1 (1896), p. 252.*
303. **Prest, W.,** *On melanism and variation in Lepidoptera. Entomologist, Vol. 10 (1877), p. 129.*
304. **v. Prittwitz, O. F. W.,** *Bemerkungen über die geographische Farbenverteilung unter den Lepidopteren. Stettiner Entom.-Ztg., Bd. 16 (1855) p. 175.*
305. **Prowazek, S.,** *Beitrag zur Pigmentfrage. Zool. Anz., Bd. 23 (1900), p. 477.*
306. **Przibram, Hans,** *Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration einer ägyptischen Gottesanbeterin (Sphodromantis bioculata). Ztschr. f. Entw.-Mech., Bd. 22 (1906). p. 149.*
307. — *Aufzucht Farbenwechsel und Regeneration unserer europäischen Gottesanbeterin (Mantis religiosa). Ebenda, Bd. 23 (1907), p. 600.*
308. — *Aufzucht, Farbenwechsel und Regeneration der Mantiden. Ebenda, Bd. 28 (1909), p. 561.*
309. — *Grüne Farbstoffe bei Tieren. Ctbl. f. Physiol., Bd. 20 (1906), p. 36.*
310. — *Heuschreckengrün kein Chlorophyll. Festschr. f. Ad. Lieben, Leipzig 1906. Winters Verl., p. 176 und Liebigs Annalen, Bd. 351, p. 44.*
311. — *Grüne tierische Farbstoffe. Pflügers Arch., Bd. 153 (1913), p. 385.*
312. **Pütter, A.,** *Die physiologische Funktion der Pigmentzellen. Die Naturwissenschaften, Jahrg. 1 (1913), p. 961.*
313. **Redtenbacher, J.,** *Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten. Ann. d. k. k. nat. Hof-Museums Wien, Bd. 1 (1886).*
314. **v. Reichenau, W.,** *Die Züchtung des Nesselfalters (Van. urticae), ein Beweis für den direkten Einfluß des Klimas. Kosmos, Jahrg. 6, Bd. 12 (1882), p. 46.*
315. **Rebel, H.,** *und* **Rogenhofer, A.,** *Zur Kenntnis des Genus Parnassius. III. Jahr.-ber. d. Wiener Entom.-Ver., 1893, p. 51.*
316. — — *Literarisches (Kritik Fischerscher Versuche). Insekten-Börse, Bd. 13 (1896), No. 11, p. 88.*
317. **Regen, Joh.,** *Untersuchungen über den Winterschlaf der Larven von Gryllus camp. Zool. Anz., Bd. 30 (1906), No. 5, p. 131.*
318. **Reinsch, H.,** *Ueber die braune Farbe des Maikäfers. Neues Jahrb. f. Pharmacie, Jahrg. 2 (1855), p. 309. Zit. in Ann. d. Chem. u. Pharmacie, Bd. 161, p. 252.*
319. **Roques, E.,** *Sur la variation d'une enzyme oxydante pendant la métamorphose chez un trichoptère. Compt. rend. Acad. Paris, T. 149 (1909), p. 418.*
320. **Rössler, E.,** *Schuppenflügler des Reg.-Bez. Wiesbaden, 1882.*
320a. **Rudow, F.,** *Triumph der Züchtung. Insekten-Börse, Bd. 15 (1898), No. 13, p. 74.*
321. **Rühl, F.,** *Ueber die Einwirkung verschiedenfarbigen Lichtes auf die Raupen. Soc. entom., Bd. 1 (1886), No. 5, p. 36.*
322. — *Die Makrolepidopteren-Fauna von Zürich und Umgebung. Ebenda, Bd. 4 (1889), p. 50; Bd. 5 (1891), p. 153; Bd. 8 (1893), p. 82 u. 97.*
323. **Samuely, Fr.,** *Melanine und übrige Farbstoffe der Tierwelt. Biochem. Handlexikon, Bd. 6 (1911), p. 293.*
324. **Schäffer, César,** *Beitrag zur Histologie der Insekten. Zool. Jahrb. v. Spengel, Abt. f. Anat., Bd. 3 (1889), Heft 4, p. 611.*

325. **Schaposchnikow, Ch.**, *Eine neue Erklärung der roten Färbung am Hinterflügel bei Catocala. Biol. Ctbl., Bd. 24 (1904), p. 514.*

326. **Schelver, F. J.**, *Beobachtungen über den Einfluß des Geschlechtsunterschiedes auf die Farbe der Insekten. Arch. f. Zool. u. Zoot., Bd. 2, Braunschweig 1802, p. 225.*

327. **Schleip, W.**, *Der Farbenwechsel von Dixippus morosus (Phasmidae). Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., Bd. 30 (1913), p. 45.*

328. **Schröder, Chr.**, *Entwicklung der Raupenzeichnung und Abhängigkeit der letzteren von der Farbe der Umgebung. Inaug.-Diss. Kiel, Berlin 1894.*

329. — *Experimentelle Untersuchungen bei Schmetterlingen und deren Entwicklungszuständen. Ill. Wochenschr. f. Entom., Bd. 1 (1896), p. 181.*

330. — *Die Schutzfärbung und ihr Wesen. Ebenda, Bd. 2 (1897), p. 94.*

331. — *Experimentelle Untersuchungen zur Vererbung von Charakteren im Larvenzustand. Allg. Ztschr. f. Entom., Bd. 6 (1901), p. 225.*

332. — *Die Variabilität von Adalia bipunctata. Ebenda, Bd. 6 (1901) u. Bd. 7 (1902).*

333. — *Kritik der von H. Fischer (Zürich) aus seinen „Lepidopterologischen Experiment-Forschungen" gezogenen Schlüsse auf Grund einer neuen Erklärung des Wesens derselben. Ebenda, Bd. 8 (1903), p. 437.*

334. — *Die Zeichnungsvariabilität von Abraxas grossulariata. Ebenda.*

334a. — *Handbuch der Entomologie, Jena (G. Fischer) 1912.*

335. **Schulze, P.**, *Studien über tierische Körper der Carotingruppe I. Sitz.-ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1913, Heft 1.*

336. — *Chitin- und andere Cuticularstrukturen bei Insekten. Verhandl. d. Dtsch. Zool. Ges. Bremen, 1913, p. 165.*

337. **Schumann, E.**, *Schwarzfärbung bei Käfern. (Ill. Ztschr. f. Entom., Bd. 4 (1899), p. 299.*

338. **Sečerow, O.**, *Farbenwechselversuche an der Bartgrundel. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 28 (1909).*

339. **Seiler, A.**, *Arctia caja. Entom.-Ztschr., Bd. 4, Guben 1890.*

340. **Semon, Rich.**, *Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften, Leipzig, W. Engelmann, 1912.*

341. **Sidebotham, H. J.**, *Ueber Schmetterlingsvarietäten. Katters Entom.-Nachr., Bd. 3 (1877), p. 1.*

342. — *Influence of food and light on Lepidoptera. Sc. Gossip., 1870, p. 273.*

343. **Simroth, H.**, *Ueber die einfachen Farben im Tierreich. Biol. Ctbl., Bd. 16 (1896), p. 262.*

344. **Slater, J. W.**, *On the food of gally-coloured caterpillars. Transact. Entom. Soc. London, 1877, p. 205.*

345. — *Note on protected Coleoptera. Entomologist, Vol. 11 (1878), p. 191.*

346. — *On the presence of tannin in certain insects and its influence on their colours. Transact. Entom. Soc. London, 1887, p. 32; zit. in Zool. Jahr.-ber. f. Arthropod., Bd. 12 (1888).*

346a. **Smolian, K.**, *Ueber die Variabilität des braunen Bärenspinners (Arctia caja). Inaug.-Diss., Jena 1913.*

347. **Solowiew, P.**, *Zur Pigmentbildung bei den Schmetterlingen. Ztschr. f. wiss. Insektenbiol. Berlin, Bd. 2 (1906), p. 328.*

348. **Sorby, H. C.**, *On the colouring matter of some Aphides. Quart. Journ. microsc. Sc., New. Ser. Vol. 11 (1871), p. 352.*

349. **Speyer, A.**, *Bemerkungen über den Einfluß des Nahrungswechsels auf morphologische Veränderungen besonders der Gattung Eupithecia. Entom.-Ztg. Stettin, Bd. 44 (1883), p. 333.*

350. — *Die Raupe von Acronycta alni. Ein biologisches Rätsel. Ebenda, p. 419.*

351. **Spuler, A.**, *Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues und der Phylogenie der Flügelbedeckung der Schmetterlinge. Zool. Jahrb. Spengel, Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 8 (1895), p. 520.*

352. — *Weismanns neue Versuche zum Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Biol. Ctbl., Bd. 17 (1897). p. 559.*

353. — *Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 53 (1892).*

354. **Standfuss, M.**, *Vanessa Io ab. fischeri. Entom.-Ztschr., Bd. 6, Guben 1892, p. 129.*

355. — *Ueber die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadiums bei den Schmetterlingen. Insekten-Börse, Bd. 11 (1894) u. Bd. 12 (1895).*

356. **Standfuss, M.,** *On the causes of variation and aberration in the imago stage of butterflies, with suggestions on the establishment of new species. Entomologist, Vol. 28 (1895).*
357. — *Weitere Mitteilungen über den Einfluß extremer Temperatur auf Schmetterlingspuppen. Entom.-Ztschr., Guben 1895, p. 89.*
358. — *Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge, 2. Aufl., Jena, G. Fischer, 1896.*
359. — *Experimentelle zoologische Studien an Lepidopteren. Denkschr. d. Schweiz. naturf. Ges., Bd. 36, Zürich 1898.*
360. — *Der Einfluß der Umgebung auf die äußere Erscheinung der Insekten. Insekten-Börse, Bd. 21 (1904).*
361. — *Gesamtbild der bis 1898 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur- und Hybridationsexperimente. Ebenda, Bd. 16 (1899).*
362. — *Die Resultate 30-jähr. Experimente mit Bezug auf Artbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verhandl. d. Schweiz. naturf. Ges., Luzern 1905.*
363. — *Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund 28-jähr. Experimente. Vortrag in d. Züricher naturf. Ges. 1902, Zürich 1905.*
364. — *Die Beziehung zwischen Färbung und Lebensgewohnheit bei den paläarktischen Schmetterlingen. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich, Bd. 39 (1894).*
365. **Steche, O.,** *Die sekundären Geschlechtscharaktere der Insekten und das Problem der Vererbung des Geschlechts. Ztschr. f. indukt. Abstammungs- u Vererbungslehre, Bd. 8 (1912), p. 284.*
366. — *Untersuchungen über die biologische Bedeutung und die Kinetik der Katalase. Festschr. zum 60. Geburtstage von Chun, 1912.*
367. — *Beobachtungen über Geschlechtsunterschiede (verschiedene Färbung) der Hämolymphe von Insektenlarven. Verhandl. d. Dtsch. Zool. Ges. 22. Vers., 1912, p. 272.*
368. **Steinach, E.,** *Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtscharaktere als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 24 (1910), p. 551.*
369. — *Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. Pflügers Arch., Bd. 144 (1912), p. 71.*
370. **Strutt, J. W.,** *On the light from the skin, its polarisation and colour. Philos. Mag., (4. Ser) Vol. 41 (1871), p. 107, 274.*
371. — *On the scattering of light by small particles. Ebenda, p. 447.*
372. **Teich, C. A.,** *Klima und Schmetterlinge. Korresp.-Bl. d. Naturwiss. Ver. zu Riga, Jahrg. 18 (1870), p. 1.*
373. **Tetens, H.,** *Ueber das Vorkommen mikroskopischer Formunterschiede der Schuppen in Korrelation mit Farbendifferenzen bei dichromen Lepidopteren. Berl. Entom. Ztschr., Bd. 29 (1885), p. 161.*
374. **Tower, W. L.,** *The development of the colors and color patterns of Coleoptera etc. Decenn. Publ. Univ. Chicago, Vol. 10 (1903), p. 33.*
375. — *On the origin and distribution of Leptinotarsa decemlineata. Proc. Amer. Assoc. for the Advance of Sc., Vol. 49 (1900), p. 225.*
376. — *The origin and development of the wings of Coleoptera. Zool. Jahrb. Anat., Bd. 27 (1902/03).*
377. **Trimen, R.,** *Ed. Poulton: An inquiry into the cause and extent of a special colour relation between certain exposed Lepidopterous pupae etc. Proc. Roy. Soc., Vol. 42 (1887), p. 94.*
377a. **Tschirch, A.,** *Ueber Chlorophyll. Sit.-ber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1883, p. 192.*
378. **Urech, F.,** *Beobachtungen über die verschiedenen Schuppenfarben und die zeitliche Sukzession ihres Auftretens. Zool. Anz., Bd. 14 (1891), p. 466.*
379. — *Experimentelle Ergebnisse der Schnürung von noch weichen Puppen der Vanessa urticae quer über die Flügelchen. Ebenda, 1897, No. 547, p. 487.*
380. — *Ueber einen grünen Farbstoff in den Flügelchen der Chrysalide von Pieris brassicae. — Ueber die Eigenschaften der Schuppenpigmente einiger Schmetterlinge. Ebenda, Jahrg. 15 (1892), p. 281 und 299.*
381. — *Chemische-analytische Untersuchungen an lebenden Raupen, Puppen und Schmetterlingen und an ihren Sekreten. Ebenda, Jahrg. 19 (1896), p. 255, 272, 309, 334.*
382. — *Beobachtungen von Kompensationsvorgängen in der Farbenzeichnung bzw. unter den Schuppenfarben an durch thermische Einwirkung entstandenen Aberrationen einiger Vanessen. Ebenda, 1896, No. 500, 501, 502.*

383. **Urech, F.**, *Beobachtungen über das zeitliche Auftreten der Farbenfelder auf den Puppenflügelchen von Pieris brassecae. Ebenda, Bd. 15 (1892), p. 284 u. 293).*
384. — *Ergebnisse von Temperaturexperimenten an Vanessa Io. Ill. Ztschr. f. Entom., 1898.*
385. — *Einige Bemerkungen zum zeitlichen Auftreten der Schuppenpigmente von Pieris brassicae. Ebenda.*
386. — *Einige Bemerkungen über mit durch Schnürung noch weicher Vanessa urticae-Puppen erhaltenen Farbenänderungen der Falterschuppen. Soc. entom., Bd. 13 (1898), p. 33.*
387. — *Kennzeichnung und kritische Bemerkungen über Terminologisches, Wärmeenergetisches und Farbenevolution mit erzielten Aberrationen von Vanessa Io und urticae. Zool. Anz., Bd. 22 (1899), p. 121.*
388. — *Beitrag zur Kenntnis der Farbe der Insektenschuppen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 57 (1894), p. 306.*
389. **Venus, C. Ed.**, *Ueber Varietätenzucht. Korr.-Bl. d. Entom. Ver. Iris zu Dresden, Bd. 1 (1888), p. 209.*
390. **Verhoeff, J.**, *Physiologische Notizen. Entom. Nachr., Bd. 17 (1891), p. 125.*
391. — *Weitere Versuche über den Ausfärbungsprozeß. Ebenda, Bd. 18 (1892), p. 54.*
392. — *Zur Entwicklung von Hemerobius subnebulosus und über Verfärbung der Neuropteren. Ebenda, p. 297.*
393. — *Ueber die Verfärbung der Coleopteren-Nymphen und -Imagines. Verhandl. d. Zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 48 (1897), p. 679.*
393a. — *Ueber die Flügeldecken von Cassida (Metallglanz). Verh. d. Zool. Bot. Ges. zu Wien, 47. Bd.*
394. **Verson, E.**, *Zur Färbung des Lepidopteren-Cocons. Zool. Anz., Bd. 27 (1904), p. 397.*
395. **Villard, J.**, *Contribution, à l'étude des chlorophylles animales. Compt. rend. Soc. Biol., T. 55 (1903), p. 1580.*
396. **Vosseler, J.**, *Ueber Anpassung und chemische Verteidigungsmittel bei nordafrikanischen Orthopteren. Verhandl. d. Dtsch. Zool. Ges., Bd. 12 (1902), p. 108.*
397. — *Beitrag zur Faunistik und Biologie der Orthopteren Algeriens und Tunesiens. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 16 u. 17 (1902).*
398. — *Idem. II. Teil. Ebenda, Bd. 17 (1903).*
399. **Wagner, Nicol.**, *Influence de l'électricité sur la formation des pigments et sur la forme des ailes des papillons. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 61 (1865), p. 170.*
400. **Wallace, Al. R.**, *Beitrag zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl. Uebersetzt von A. B. Meyer, Erlangen 1870.*
401. — *Die Tropenwelt. Uebersetzt von Brauns, 1879.*
402. — *Darwinismus.*
403. **Walker, C. E.**, *The influence of the testis upon the secondary sexual characters of fowls. Proc. Roy. Soc. of Med., 1908.*
403a. **Walsingham, E.**, und **De la Harpe, A.**, *Influenee du froid sur la coloration des Lepidopteres. Verhandl. d. Schweizer nat. Ges., Solothurn 1848, p. 56.*
404. **Walter, B.**, *Die Oberflächen- oder Schillerfarben, Braunschweig, Vieweg u. Sohn, 1895.*
405. **Weindl, Th.**, *Pigmententstehung auf Grund vorgebildeter Tyrosinasen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 23 (1907), p. 632.*
406. **Weir, J. Jenner**, *Are the colours of Lepidoptera influenced by electricity. Entomologist London, Vol. 9 (1876), p. 251.*
407. — *Neue Beobachtungen über schützende Ausrüstung bei Insekten. Kosmos, Bd. 1 (1877), p. 442.*
408. **Weismann, A.**, *Studien zur Deszendenztheorie. I. Ueber Saisondimorphismus der Schmetterlinge, 1875.*
409. — *Neue Versuche zum Saisondimorphismus. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 8 (1895).*
410. — *Studien zur Deszendenztheorie. II. Die Entstehung der Zeichnung bei den Schmetterlingsraupen.*
411. — *Vorträge über Deszendenztheorie, 3. Aufl., Jena, G. Fischer, 1913.*
411a. **Wenke, E.**, *Anatomie eines Argynnis pephia-Zwitters. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 84 (1906).*

412. **White, W.**, *Experiments upon the colour-relation between the pupae of Pieris rapae and their immediate surroundings, by Griffiths. Transact. Entom. Soc. London, Part. II, 1888, p. 247.*

413. **Wiener, O.**, *Farbenphotographie durch Körperfarben und mechanische Farbenanpassung in der Natur. Ann. d. Phys. u. Chem., N. F. Bd. 55 (1895), p. 225.*

413a. **Willstätter,**

414. **Wood, Th.**, *Remarks on the coloration of chrysalids. Proc. Entom. Soc. London, 1867, p. 99.*

415. **Ziegler, H. E.**, *Die Vererbungslehre in der Biologie, Jena 1905.*

416. — *Die Streitfragen der Vererbungslehre (Lamarckismus und Weismannismus). Naturwiss. Wochenschr., N. F. Bd. 9 (1910), No. 13.*

417. **Zopf, W.**, *Carotinbildung und Carotinausscheidung bei gewissen Käfern. Beitr. z. Physiol. u. Morph. niederer Organ., Leipzig 1892, Heft 2, p. 12.*

Erklärung zu Taf. I.

Fig. 1. *Vanessa Io*, Normalform.
Fig. 2 und 4. *Vanessa Io (Aberratio Fischeri).*
Fig. 3. *Vanessa urticae* (var. *Ichnusa*).
Fig. 5. *Vanessa urticae* (aberratio).
Fig. 6. *Vanessa antiopa* (var. *Daubii*).
Fig. 7. *Vanessa antiopa* (var. *Roederi*).
Fig. 8. *Vanessa antiopa* (aberration in der Richtung nach *Vanessa polychloros*). (Nach Standfuss.)

Taf. II.

Fig. 1. Mann von *Vanessa levana*, Winterform.
Fig. 2. Weib von *Vanessa levana*, Winterform.
Fig. 3. Mann von *Vanessa levana*, künstlich erzeugte Zwischenform (sog. Porima).
Fig. 4. Weib von *Vanessa levana*, aus der Sommergeneration künstlich erzeugte Zwischenform (Porima), von der Winterform nur durch die etwas dunklere Grundfarbe zu unterscheiden, in der Zeichnung aber vollständig mit ihr übereinstimmend.
Fig. 5. Mann von *Vanessa levana*, Sommerform (Prorsa).
Fig. 6. Weib von *Vanessa levana*, Sommerform (Prorsa).
Fig. 7—9, aus der ersten Sommergeneration künstlich erzeugte Zwischenformen (Porima).
Fig. 10 und 11. Mann und Weib von *Pieris napi*, Winterform, künstlich aus der Sommergeneration erzeugt; die gelbe Grundfarbe der Unterseite der Hinterflügel lebhafter als bei der natürlichen Winterform.
Fig. 12 und 13. Mann und Weib von *Pieris napi*, Sommerform.
Fig. 14 und 15. *Pieris napi* var. *bryoniae*, Mann und Weib, aus Eiern gezogen.



Gustav Fischer



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Sachregister.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena — 4488